



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CRECIMIENTO DE PLANTULAS BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE MICORRIZACION Y SUSTRATO, EN UNA SELVA TROPICAL HUMEDA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

T E S I S

PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A ,

DIEGO OLIVERA MORALES



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTORA DE TESIS: M. en C. MARIA PATRICIA GUADARRAMA CHAVEZ

2005



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

m. 345409



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Autorizo a la biblioteca de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Diego Olivera Morales

FECHA: 15-Junio-2005

FIRMA: Diego Olivera M.

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Crecimiento de plántulas bajo diferentes condiciones de micorrización y sustrato, en una selva tropical húmeda de Ios Tuxtlas, Veracruz.

realizado por Diego Olivera Morales

con número de cuenta 9415093-5, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director  
Propietario

M. en C. María Patricia Guadarrama Chávez

Propietario

Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez

Propietario

Dra. Margarita Collazo Ortega

Suplente

Dra. Dora Trejo Aguilar

Suplente

M. en C. Irene Sánchez Gallén

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

*A Leticia, mi mamá, que siempre soñó con el momento de verme titulado, por tu amor eterno, comprensión y por impulsarme a seguir adelante , con mi más profundo amor, respeto y admiración.*

*A Maripili, por ser la persona con la que siempre quise estar, por darme la oportunidad de madurar contigo, por ser mi apoyo incondicional y sobre todo por el futuro a tu lado.*

*A Luis Angel, mi sobrino, porque contigo vuelvo a ser niño.*

*A Lucía y Gil, mis hermanos, porque se que me quieren a su manera.*

*A José Luis (Godot) porque te extraño mucho amigo.*

## AGRADECIMIENTOS:

Gracias a la M. en C. Patricia Guadarrama por apoyarme en la realización de esta tesis, por confiar en mí y por todos los consejos y pláticas que hemos tenido, pero sobre todo por su amistad.

Gracias al Dr. Javier Álvarez Sánchez por permitirme ser parte de su grupo de trabajo, por las observaciones hechas durante la realización de la tesis y por apoyar un largo camino como este.

A los sinodales que revisaron mi tesis: M. en C. Irene Sánchez Gallén por el tiempo que dedicó para revisar esta tesis y por la paciencia mostrada en cada comentario; a la Dra. Margarita Collazo porque siempre tiene una sonrisa para mí y por todos los consejos dados para terminar esta tesis y a la Dra. Dora Trejo Aguilar por aceptar revisar este trabajo y sus enriquecedores comentarios. Gracias a todos.

A Oswaldo Nuñez y Alejandro Astudillo por brindarme una gran parte de su tiempo, por trabajar, por ayudarme, por esas salidas a campo pero sobre todo por ser muy buenos amigos.

A Braulio Gómez Chagala por su apoyo en el campo.

A la Silvia Castillo y Yuriana Martínez por sus palabras de ánimo y por su amistad.

A toda la gente del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias por aceptarme como soy, apoyarme cuando fue necesario y hacer divertido el trabajo diario.

A todos mis amigos de la facultad que me apoyan y me han enseñado un gran número de cosas, espero no olvidar a nadie: Anahí, Carlos (mano), Alejandro (nino) y Noemí, Itzel, Florencia y Rodrigo, Elisa y Ricardo, Esteban (tripa) y Estebadito, Jorge (chino) y Araceli, Arturo, Alejandra, Kari y Pato (queridísimas las dos), Elidia, Pancho Lucio (a pesar de la distancia), Mabel, Dulce, Gaby Santibáñez, a todos a ustedes y a los que seguramente se me olvidan mi eterno agradecimiento por su amistad.

Este trabajo no podría haberse realizado sin el apoyo del proyecto DGAPA PAPIIT 205599.

## **Resumen**

En las regiones tropicales cálidas húmedas, el proceso de regeneración depende en parte, de cambios ocasionados por las perturbaciones como aumento de la temperatura, insolación y evaporación además de la flora existente, debido a esta dinámica de las selvas, en las primeras etapas sucesionales dominan las especies pioneras y hacia las últimas etapas las especies persistentes. Esta sucesión de especies durante la regeneración está en función de sus atributos de historia de vida, que incluyen, entre otros, los requerimientos micorrízicos; es conocido el hecho de que las plantas de las selvas maduras, persistentes, presentan micorrizas, en tanto que, aparentemente, muchas de las especies pioneras no las presentan o las presentan en forma facultativa.

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) proveen una superficie de absorción mayor a las raíces de las plantas y así contribuyen a la absorción de los iones del suelo; las plantas micorrizadas tienen gran tolerancia a los metales tóxicos, a patógenos, a la sequía, a altas temperaturas del suelo, a pH ácido y al estrés por trasplante, asimismo, juegan un papel importante en el establecimiento, crecimiento y competencia de las plántulas; esta influencia positiva de los HMA puede verse afectada por la apertura de claros disminuyen el inóculo micorrízico del suelo, esto es muy importante para realizar trabajos de restauración de sitios tan complejos como la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México, donde los HMA pueden ser pieza clave para facilitar la recolonización de sitios perturbados como, pastizales y potreros, que sustituyeron a la selva original.

Este trabajo, realizado en un exclusorio de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, tiene como objetivo evaluar, mediante un análisis clásico de crecimiento de Hunt, la influencia de los HMA provenientes de diferentes ambientes, en el crecimiento de especies arbóreas, pioneras y persistentes, de la selva de “Los Tuxtlas”, Veracruz.

Los resultados indican que la especie es el factor que más influye en el crecimiento de las plántulas, después de la especie el factor micorrización fue el más significativo en el crecimiento de las especies propiciando las tres posibles respuestas, favoreció, perjudicó o no hubo respuesta, por su parte el factor sustrato generó algunas diferencias, que probablemente radican en cambios en sus características físicas y químicas, ya que al

transformarse la selva a pastizal se modifica la humedad, temperatura y pH, factores que afectan el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plántulas.

Al comparar a las siete especies estudiadas, se observa que la respuesta positiva en las diferentes variables de crecimiento por los HMA no depende de la historia de vida del hospedero como ha sido considerado en un principio, como ejemplo tenemos a una especie pionera como *H. appendiculatus* que presenta una aparente alta dependencia micorrízica que se refleja en aspectos de su crecimiento. En el caso de las especies persistentes, tenemos especies que requieren en mayor grado de la presencia de HMA como *R. jimenezii* y especies como *C. megalantha* y *F. yaponensis* sólo bajo ciertas condiciones requieran de la asociación; esto hace muy difícil generalizar acerca de la micotrofia obligada en el caso de las especies persistentes (micorrízicas obligadas) o de la independencia de las especies pioneras (especies no micorrízicas).

# ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ANTECEDENTES.....	2
II.1 Dinámica de la selva.....	2
II.1.1 Especies pioneras y persistentes.....	3
II.2 Hongos micorrizógenos arbusculares.....	4
II.2.1 Micorrizas arbusculares y captura de nutrimentos.....	5
II.2.2 Eficiencia de la relación y calidad del inóculo.....	5
III. OBJETIVOS.....	7
III.1 Objetivo general.....	7
III.2 Objetivos particulares .....	7
IV. HIPÓTESIS.....	7
V. ZONA DE ESTUDIO.....	7
V.1 Localización.....	7
V.2 Clima.....	9
V.3 Suelos.....	9
V.4 Vegetación.....	9
VI. MÉTODOS.....	10
VI.1 Características de las especies.....	10
VI.1.1 Descripción de las especies pioneras.....	10
VI.1.2 Descripción de las especies persistentes.....	11
VI.2 Trabajo de campo.....	12
VI.3 Trabajo experimental.....	12
VI.3.1 Cosecha inicial.....	12
VI.3.2 Diseño experimental.....	13
VI.4 Análisis de datos.....	13
VI.5 Porcentajes de colonización micorrízica.....	14
VII. RESULTADOS.....	16
VII.1 Análisis de crecimiento para las siete especies.....	16
VII.2 Análisis de crecimiento de las especies pioneras.....	16
VII.3 Análisis de crecimiento de las especies persistentes.....	28
VII.4 Colonización micorrízica.....	32
VIII. DISCUSIÓN.....	34
VIII.1 Consideraciones finales.....	38
IX. CONCLUSIONES.....	40
X. LITERATURA CITADA.....	41
APENDICE 1.....	50
APENDICE 2.....	51
APENDICE 3.....	52

## I. INTRODUCCIÓN

El desempeño de las especies vegetales depende de su eficiencia en la adquisición de nutrientes, de su eficacia fotosintética y del uso del agua, además de sus interacciones con otros organismos. En especial, las relaciones mutualistas, en las cuales se incluyen bacterias y hongos, pueden influir en actividades que son cruciales para la toma y adquisición de elementos minerales. Al establecerse la relación mutualista entre hongos y plantas, denominada micorriza, la superficie radical se ve incrementada debido a las hifas del hongo que actúan como extensión de la raíz, llegando a ser más eficientes en la adquisición de elementos minerales y agua que la planta, además esta asociación influye en la protección a las presiones ambientales como la sequía y la insuficiencia de nutrientes (Harley y Smith 1984, Azcón-Aguilar y Barea 1992, Linderman 1992, Marschener 1998).

De todos los tipos de micorrizas que se han descrito, la micorriza arbuscular tiene mayor importancia relativa en las selvas húmedas debido a su abundancia (Janos 1980, Janos 1983, Trappe 1987). Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son capaces de relacionarse con una gran parte de las especies vegetales de dichas comunidades, aunque su eficiencia puede ser diferente en cada especie vegetal; de hecho, la historia de vida de las plantas puede ser un factor determinante en la efectividad de la relación mutualista ya que mientras las especies que se desarrollan en ambientes pobres en recursos y, por lo tanto, muy competitivos, denominadas especies persistentes, se espera que requieran de la micorriza arbuscular, aquellas especies que crecen en ambientes ricos en nutrientes, pioneras, requerirán mucho menos de la micorriza (Janos 1987, Siqueira y Saggin-Junior 2001).

Esto es fundamental debido a la propia dinámica de las selvas, en las primeras etapas sucesionales dominan las especies pioneras y hacia las últimas etapas las persistentes (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985, Martínez-Ramos 1994), esto resulta en una influencia diferencial de los HMA a lo largo del proceso sucesional, lo que a su vez es muy importante tomar en cuenta para la restauración de un sitio tan complejo como la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México, donde los HMA pueden ser pieza clave



para facilitar la recolonización de sitios perturbados como, pastizales y potreros, que sustituyeron a la selva original.

## II. ANTECEDENTES

### II.1 Dinámica de la selva

En las regiones tropicales cálidas húmedas después de un disturbio natural de baja intensidad, el proceso de regeneración ocurre en un lapso de tiempo relativamente corto y, aparentemente, sin cambios drásticos en las condiciones ambientales de la región (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985). La selva de Los Tuxtlas se caracteriza por presentar un proceso notablemente dinámico de recambio de árboles (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Las causas de las perturbaciones que ocurren en la selva de Los Tuxtlas son, entre otras, los rayos, incendios naturales, vientos fuertes, caída de árboles e inundaciones. Cambios como muerte de individuos, aumento de la temperatura, insolación, mayor evaporación que introduce la perturbación en el medio biótico y abiótico, aunados a la flora existente pueden determinar el curso del proceso de regeneración. La sucesión de especies está en función de sus atributos de historia de vida, que incluyen la duración del ciclo de vida, eficiencia fotosintética, asignación de recursos a diferentes estructuras y funciones (Brokaw 1985, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985, Martínez-Ramos 1985, Denslow 1987) y requerimientos micorrízicos (Janos 1980).

Después de una perturbación, la regeneración de las comunidades naturales tropicales incluye tres fases (Whitmore 1984): 1) la fase de claro (*gap phase*) que está representada por áreas con claros en el dosel que aumentan la disponibilidad de luz en el sotobosque (Fetcher *et al.* 1985), estimulando la germinación de algunas especies y el crecimiento de los árboles jóvenes (Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985, Denslow 1987); 2) la fase de construcción (*building phase*), en la que ocurre un activo crecimiento de la vegetación, en la selva tropical de Los Tuxtlas se reconoce por la presencia de árboles pioneros que requieren de claros de al menos 100m<sup>2</sup> para establecerse como: *Heliocarpus appendiculatus*, *Myriocarpa longipes*, *Trichospermum mexicanum* y *Ureca carcasana*

para facilitar la recolonización de sitios perturbados como, pastizales y potreros, que sustituyeron a la selva original.

## II. ANTECEDENTES

### II.1 Dinámica de la selva

En las regiones tropicales cálidas húmedas después de un disturbio natural de baja intensidad, el proceso de regeneración ocurre en un lapso de tiempo relativamente corto y, aparentemente, sin cambios drásticos en las condiciones ambientales de la región (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985). La selva de Los Tuxtlas se caracteriza por presentar un proceso notablemente dinámico de recambio de árboles (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Las causas de las perturbaciones que ocurren en la selva de Los Tuxtlas son, entre otras, los rayos, incendios naturales, vientos fuertes, caída de árboles e inundaciones. Cambios como muerte de individuos, aumento de la temperatura, insolación, mayor evaporación que introduce la perturbación en el medio biótico y abiótico, aunados a la flora existente pueden determinar el curso del proceso de regeneración. La sucesión de especies está en función de sus atributos de historia de vida, que incluyen la duración del ciclo de vida, eficiencia fotosintética, asignación de recursos a diferentes estructuras y funciones (Brokaw 1985, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985, Martínez-Ramos 1985, Denslow 1987) y requerimientos micorrízicos (Janos 1980).

Después de una perturbación, la regeneración de las comunidades naturales tropicales incluye tres fases (Whitmore 1984): 1) la fase de claro (*gap phase*) que está representada por áreas con claros en el dosel que aumentan la disponibilidad de luz en el sotobosque (Fetcher *et al.* 1985), estimulando la germinación de algunas especies y el crecimiento de los árboles jóvenes (Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985, Denslow 1987); 2) la fase de construcción (*building phase*), en la que ocurre un activo crecimiento de la vegetación, en la selva tropical de Los Tuxtlas se reconoce por la presencia de árboles pioneros que requieren de claros de al menos 100m<sup>2</sup> para establecerse como: *Heliocarpus appendiculatus*, *Myriocarpa longipes*, *Trichospermum mexicanum* y *Urera carcasana*

(Martínez-Ramos 1985); y 3) la fase de madurez, que cierra el ciclo de regeneración y comienza cuando desaparecen los árboles pioneros que son reemplazados por árboles de especies persistentes que pueden establecerse en la sombra (Martínez-Ramos 1985).

### **II.1.1 Especies pioneras y persistentes**

De acuerdo con Martínez-Ramos (1994), en el grupo de las pioneras se encuentran aquellas plantas que requieren de la apertura de un claro para iniciar y completar su desarrollo hasta la etapa reproductiva. Se pueden establecer rápidamente en el hábitat perturbado, tienen semillas pequeñas, con latencia corta o nula, se dispersan a gran distancia por el viento; sus semillas germinan poco después de llegar al suelo; por lo general son siempre verdes, además mantienen una extensa área foliar y tasa de transpiración alta, su desarrollo se dificulta como consecuencia de limitaciones ecológicas como la competencia por nutrientes y luz y por ello crecen y consumen rápidamente los recursos disponibles. Presentan capacidades de germinación altas y sus porcentajes de supervivencia son menores a 30%, y tienen tasas de crecimiento y reclutamiento relativamente elevadas (Vázquez-Yanes 1980, Begon *et al.* 1988, García-Cruz 2003).

Por otro lado, las especies persistentes se caracterizan por tener bajas tasa relativas de crecimiento, consecuencia de bajas eficiencias fotosintéticas y altos valores de área foliar. Presentan, generalmente, síndromes de dispersión por gravedad, semillas recalcitrantes que son capaces de germinar en los parches bajo el dosel, no necesitan luz para germinar, y en muchas ocasiones no forman bancos de semillas pero sí de plántulas, la capacidad de germinación es baja pero el porcentaje de supervivencia que tienen es muy alto (30 a 76%) (Begon *et al.* 1988, Martínez-Ramos 1994, García-Cruz 2003).

Es conocido el hecho de que las plantas de las selvas maduras, persistentes, presentan micorrizas (Singh 1966, Janos 1980, Högberg 1982, Trappe 1987), en tanto que, aparentemente, muchas de las especies pioneras no las presentan o las presentan en forma facultativa; en este sentido, Baylis (1975) señala que las especies con raíces gramínoideas no requieren de micorrizas y las de raíces magnolioideas sí. Esto permite suponer que para que se establezcan especies pioneras, el claro debe ser lo suficientemente grande como para que

su existencia incide también en el espacio disponible para la colonización por nuevas raíces y se favorezca la liberación de nutrientes al suelo, procedentes de la comunidad madura (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985).

## **II.2 Hongos micorrizógenos arbusculares**

La micorriza arbuscular es una asociación mutualista importante en las zonas tropicales (Varela y Guadarrama 2003) formada entre hongos zigomicetos del orden Glomerales (Schüßler *et al.* 2001) y las raíces de la mayoría de las plantas con flores.

La micorriza arbuscular es una endomicorriza ya que el hongo penetra las células corticales de la raíz, coloniza intercelularmente y forma estructuras de intercambio de nutrientes como son los arbuscúlos y de almacenamiento como las vesículas, obteniendo carbono de la planta hospedera (Allen 1991). Además de desarrollarse dentro de la raíz, el hongo también se desarrolla exteriormente como hifas externas, las cuales absorben y transportan fosfatos y otros nutrientes minerales, desde el suelo a la raíz y produce esporas que son estructuras de dispersión (Smith y Read 1997).

Los hongos micorrizógenos arbusculares proveen una superficie de absorción mayor a los pelos radicales de la raíz de la planta y así contribuyen a la absorción de los iones del suelo tales como fósforo, cobre y zinc; además las plantas micorrizadas tienen gran tolerancia a los metales tóxicos, a los patógenos de la raíz, a la sequía, a altas temperaturas del suelo, a pH ácido y al estrés por trasplante (Jeffries 1987, Barea 1991, Bethlenfalvai 1992, Johnson y Pflieger 1992, Sylvia y Williams 1992, Barea *et al.* 1993, Munyanziza *et al.* 1997, Subramanian y Charest 1999).

Además, la colonización por HMA ha demostrado que afecta varios aspectos relacionados con el agua en la planta hospedera, por ejemplo, la conductividad hidráulica de la raíz, el potencial hídrico y turgencia de la hoja. Esto se debe a que el porcentaje de suelo ocupado por las raíces aumenta al ser colonizadas por HMA permitiendo mayor absorción de agua que en raíces no colonizadas y explica mejor la recuperación al estrés hídrico (Safir *et al.* 1972, Hardie y Leyton 1981, Stribley 1987, Bethlenfalvai *et al.* 1988).

### **II.2.1 Micorrizas arbusculares y captura de nutrimentos**

Elementos como el fósforo, nitrógeno y otros nutrientes minerales, así como el agua pueden ser transportados desde fuentes distantes en el suelo por las hifas de los HMA (Marschner y Dell 1994); esta transferencia de nutrientes puede ser suficiente para sustentar ampliamente la nutrición y el crecimiento de las plantas que la reciben. Numerosos experimentos de laboratorio y algunos experimentos en campo han demostrado que los HMA son mucho más eficientes en la toma de nutrientes del suelo, con respecto a las raíces no colonizadas (Stribley 1987, Koide 1991); se estima que las hifas externas proporcionan hasta un 80% del fósforo y 25% del nitrógeno requeridos por la planta (Sylvia 1999). La red hifal del HMA en el suelo es un componente vital del ecosistema del suelo ya que este micelio es el órgano funcional para la toma y translocación de nutrientes hacia la planta (Barea y Jeffries 1995).

El fósforo se mueve a través de la difusión, pero ésta es muy baja en el suelo (el coeficiente de difusión es aproximadamente de  $10^{-9}$  cm<sup>2</sup>/s) (Stribley 1987). La baja tasa de difusión de los fosfatos en el suelo junto con la rápida absorción por las raíces, crea zonas de escasez en fósforo; cuando las raíces están colonizadas con HMA las hifas que se extienden en la matriz del suelo son capaces de explotar un mayor volumen de suelo para obtener fósforo (Sieverding 1991), el cual es tomado por el micelio externo y translocado, posiblemente como polifosfatos a la raíz (Stribley 1987).

La disponibilidad de fósforo en el caso de la selva Tropical en Los Tuxtlas, Veracruz tiene valores muy bajos. Se determinó que la retención de este nutriente tiene valores que van desde 5 hasta 96%; debido a estos valores de retención de fósforo en la selva, la asociación micorrízica juega un papel importante en el sistema, favoreciendo la absorción de este nutrimento (Flores-Delgadillo *et al.* 1999).

### **II.2.2 Eficiencia de la relación y calidad del inóculo**

Se ha reportado que, en los ecosistemas tropicales, los HMA juegan un papel importante en el establecimiento y crecimiento de plántulas de especies arbóreas y, en la etapa adulta, contribuyen al incremento de la tasa de fecundidad y el área fotosintética, además de

incorporar nutrimentos a la planta que pueden ser escasos en el suelo de estos ecosistemas (Janos 1983, Fischer *et al.* 1994). Diversos estudios han mostrado que, comparadas con plantas no micorrizadas, las plantas que presentan la asociación micorrízica tienen un incremento en su biomasa y supervivencia (Hayman 1987, Sánchez-Gallén y Guadarrama 2003), y un efecto positivo en condiciones de competencia, como en el caso de la especie pionera *H. appendiculatus*, donde la presencia de HMA redujo la intensidad de la competencia (van der Heijden *et al.* 1998, Sánchez-Gallén y Guadarrama 2003). Estas respuestas y resultados anteriores sugieren que, los HMA no solo influyen en el aumento de biomasa de las plantas hospederas (Janos 1988, Allen *et al.* 1995, van der Heijden *et al.* 1998, Marques *et al.* 2001).

Sin embargo, esta influencia positiva de los HMA se puede ver afectada por la apertura de espacios, se ha demostrado que el inóculo micorrízico del suelo se ve afectado negativamente por la apertura de claros (Jasper *et al.* 1991, Cuenca y Lovera 1992, Smith *et al.* 1998), en México, Allen *et al.* (1998) demostraron que en sitios de pastoreo la diversidad y densidad de esporas era menor en comparación con la de sitios adyacentes no perturbados; esta disminución del potencial de inóculo del suelo podría afectar el crecimiento y establecimiento de plantas (Allen *et al.* 2003) ya que, a medida que el valor nutricional decrece, la asociación micorrízica adquiere mayor importancia y la subsecuente dominancia de plantas micorrízicas obligadas en los sitios abiertos probablemente se deba a un aumento, propiciado por la relación, de su habilidad para resistir el estrés causado por una falta de nutrientes y la competencia (Reeves 1985, Janos 1987, Werner 1992).

### **III. OBJETIVOS**

#### **III.1 Objetivo General**

Evaluar la influencia de los hongos micorrizógenos arbusculares provenientes de diferentes ambientes, en el crecimiento de especies arbóreas, pioneras y persistentes, de la selva de "Los Tuxtlas", Veracruz, bajo condiciones de invernadero.

#### **III.2 Objetivos Particulares**

- Realizar un análisis de crecimiento de siete especies arbóreas, pioneras y persistentes, en presencia y ausencia de hongos micorrizógenos arbusculares.
- Determinar la influencia del sustrato (suelo de selva y de pastizal) sobre el crecimiento de especies vegetales bajo condiciones de invernadero.

### **IV. HIPÓTESIS**

Debido a las características de historia de vida, las especies pioneras tendrán una mayor incorporación de biomasa que las persistentes sin importar el tratamiento aplicado mientras se espera que, en sustrato de selva las especies persistentes presenten un mayor crecimiento debido a una mayor complementariedad funcional que en sustrato de pastizal. Además suponemos que la presencia de HMA favorecerá más a las especies persistentes que las pioneras.

### **V. ZONA DE ESTUDIO**

#### **V.1 Localización**

La estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", perteneciente al Instituto de Biología de la UNAM, se localiza en la vertiente del Golfo de México, enclavada en las estribaciones del volcán San Martín, al SE del estado de Veracruz. Está ubicada entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud Oeste y 18° 34' y 18° 36' de latitud Norte, a una altitud de 150 a 530 m (Lot-Helgueras 1976) (Figura 1).

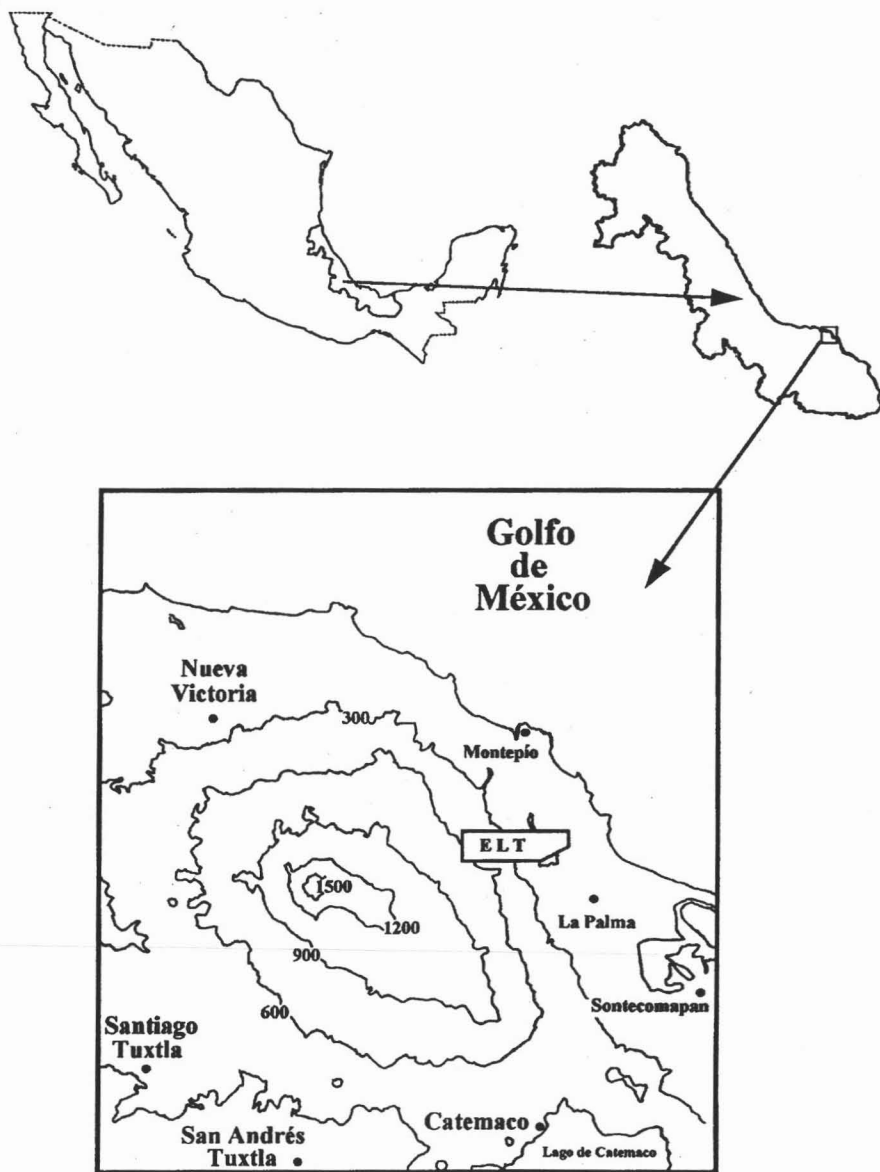


Figura 1. Mapa de localización de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas Veracruz (ELT) (Tomado de González Soriano *et al.* 1997).



## V.2 Clima

El clima de esta región, según la clasificación de Köppen modificada por García (1981), es Af(m)w"(i)g, con una precipitación promedio anual de 4725.2 mm. La temperatura máxima es de 32.28 °C y la mínima es de 16.4 °C con una media de 24.3 °C.

## V.3 Suelos

En el área de los Tuxtlas existe una zonación altitudinal caracterizada por los tipos de suelo andosoles-cambisoles-regosoles-lixisoles-gleysoles, muy semejante a la de otras áreas del trópico húmedo. En general, los suelos del área presentan una acumulación de materia orgánica alta en los primeros 5 cm, una porosidad media de 48 a 67%, el pH promedio es de 5 y la capacidad de intercambio catiónico es baja sobre todo en sodio (promedio de 0.2 cmol kg<sup>-1</sup>) y potasio (de 0.2 cmol kg<sup>-1</sup> en promedio) (Sommers-Cervantes *et al.* 2003, Campos 2004).

La remoción de la cobertura vegetal original para obtener potreros y campos agrícolas además del deficiente manejo de residuos orgánicos en los terrenos agrícolas, provoca la disminución de la materia orgánica con el cambio de selva a cultivo o potrero; por lo que en estos terrenos agrícolas se presentan problemas de compactación y erosión además de una baja cantidad de materia orgánica edáfica (Campos 2004).

## V.4 Vegetación

Al interior de la Estación la vegetación es una selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X. 1963), aunque en el cerro El Vigía predomina la selva mediana; la composición de especies varía debido a que existe un "mosaico" de vegetación formado por diferentes etapas sucesionales, que están sujetas a una elevada tasa de perturbación y hacen predominar etapas sucesionales iniciales afectadas por las abruptas pendientes, la escasez de suelo y por la fuerte acción de los vientos (Ibarra-Manríquez 1985). Asimismo, hacia fuera de la Estación predominan potreros y acahuals, excepto hacia el flanco oeste, el cual está cubierto por selva que se extiende hacia el volcán San Martín.

Fisionómicamente, la selva de Los Tuxtlas es un bosque de árboles altos, de troncos gruesos y lisos, frecuentemente con contrafuertes. Las copas de los árboles son aplanadas y la mayoría de las especies poseen hojas de pequeñas a medianas, con excepción de las palmas, plantas heliófilas y algunas aráceas y orquídeas. La forma de crecimiento predominante, en términos numéricos, es la de los árboles/arbustos, que constituyen el 55.5% de los individuos de un censo cuantitativo, seguidos por las palmas, que contribuyen con el 45%, mientras que, en tercer lugar, las lianas constituyen el 9.5% (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

## VI. MÉTODOS

### VI.1 Características de las especies

Para el presente estudio se utilizaron plántulas de siete especies arbóreas, provenientes todas de la región de Los Tuxtlas, cuatro pioneras, *Heliocarpus appendiculatus* Turcz., *Myriocarpa longipes* Liebm., *Piper auritum* Kunth y *Trichospermum mexicanum* (= *Bellotia*) (D.C.) Baill y tres persistentes, *Cordia megalantha* S.F. Blake, *Ficus yoponensis* Desv. y *Rollinia jimenezii* Saff.

#### VI.1.1 Descripción de las especies pioneras

***Heliocarpus appendiculatus* Turcz.** Familia Tiliaceae; es un árbol alto de 25 a 30 m, heliófilo, que se regenera en los claros de la selva o en zonas donde la vegetación ha sido removida, por lo que se clasifica como planta pionera. Dioico, con hojas simples y alternas y flores muy pequeñas agrupadas en panículas terminales. La especie tiene elevadas tasas de crecimiento en altura (hasta 3.8 m por año). En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, *H. appendiculatus* es una de las especies estructuralmente más importantes en los claros y caminos junto con *Cecropia obtusifolia* y *Trichospermum* (= *Bellotia*) *campbelli* (Núñez-Farfán y Dirzo 1997).

***Myriocarpa longipes* Liebm.** Familia Urticaceae; es un arbusto o árbol pequeño, de 2 a 8 m de altura, muy abundante en sitios perturbados como acahuales, pero escaso en el interior de la selva madura. Monoico, con corteza de color café, lisa y con un ligero olor a mentol. Las hojas son simples dispuestas en espiral con olor a mentol; su margen es dentado. Por su

Fisionómicamente, la selva de Los Tuxtlas es un bosque de árboles altos, de troncos gruesos y lisos, frecuentemente con contrafuertes. Las copas de los árboles son aplanadas y la mayoría de las especies poseen hojas de pequeñas a medianas, con excepción de las palmas, plantas heliófilas y algunas aráceas y orquídeas. La forma de crecimiento predominante, en términos numéricos, es la de los árboles/arbustos, que constituyen el 55.5% de los individuos de un censo cuantitativo, seguidos por las palmas, que contribuyen con el 45%, mientras que, en tercer lugar, las lianas constituyen el 9.5% (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

## VI. MÉTODOS

### VI.1 Características de las especies

Para el presente estudio se utilizaron plántulas de siete especies arbóreas, provenientes todas de la región de Los Tuxtlas, cuatro pioneras, *Heliocarpus appendiculatus* Turcz., *Myriocarpa longipes* Liebm., *Piper auritum* Kunth y *Trichospermum mexicanum* (= *Bellotia*) (D.C.) Baill y tres persistentes, *Cordia megalantha* S.F. Blake, *Ficus yoponensis* Desv. y *Rollinia jimenezii* Saff.

#### VI.1.1 Descripción de las especies pioneras

***Heliocarpus appendiculatus* Turcz.** Familia Tiliaceae; es un árbol alto de 25 a 30 m, heliófilo, que se regenera en los claros de la selva o en zonas donde la vegetación ha sido removida, por lo que se clasifica como planta pionera. Dioico, con hojas simples y alternas y flores muy pequeñas agrupadas en panículas terminales. La especie tiene elevadas tasas de crecimiento en altura (hasta 3.8 m por año). En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, *H. appendiculatus* es una de las especies estructuralmente más importantes en los claros y caminos junto con *Cecropia obtusifolia* y *Trichospermum* (= *Bellotia*) *campbelli* (Núñez-Farfán y Dirzo 1997).

***Myriocarpa longipes* Liebm.** Familia Urticaceae; es un arbusto o árbol pequeño, de 2 a 8 m de altura, muy abundante en sitios perturbados como acahuales, pero escaso en el interior de la selva madura. Monoico, con corteza de color café, lisa y con un ligero olor a mentol. Las hojas son simples dispuestas en espiral con olor a mentol; su margen es dentado. Por su

dependencia a los claros del dosel para completar su ciclo de vida ha sido clasificada como una especie pionera que, aparentemente, no rebasa los 30 años de edad (Meave e Ibarra-Manríquez 1997).

***Piper auritum* Kunth.** Familia Piperaceae; es un árbol pequeño, que alcanza hasta 5 m; crece generalmente en lugares perturbados y en orillas de caminos y arroyos donde se encuentran condiciones de intensidad luminosa alta y no persiste después de que el dosel se ha regenerado. Tiene hojas grandes y aromáticas. Su capacidad para colonizar claros depende de su producción masiva de semillas. Muy eficiente en la dispersión de semillas y con un rápido establecimiento (Tinoco-Ojanguren 1997).

***Trichospermum mexicanum* (= *Bellotia*) (D. C.) Baill.** Familia Tiliaceae; mide de 15-25 m de alto, su tronco es cilíndrico recto con corteza escamosa de color pardo oscura, la copa es abierta y redondeada; las hojas son simples y alternas con margen dentado, haz oscuro, venas glabrescentes y con el envés verde grisáceo con excepción de las venas de color pardo pálidas. Son árboles monoicos, sus flores son de pétalos color lila con la base guinda o rojo tenue. Presentan infrutescencias, el fruto es una cápsula negruzca que presenta de 3 a 21 semillas. Produce hojas jóvenes verde pálidas al florecer de mayo a agosto y fructifica de noviembre a febrero (Ibarra-Manríquez 1985).

#### **VI.1.2 Descripción de las especies persistentes**

***Cordia megalantha* S. F. Blake.** Familia Boraginaceae; mide de 25-30 m de altura, tronco cilíndrico, recto y corteza fisurada, negruzca, la copa es relativamente abierta, tiene hojas simples alternas, aglomeradas hacia la parte distal de las ramas, haz oscuro brillante glabro y con el envés pálido brillante, de venación pinada. Es una especie monoclina o hermafrodita, los frutos son nueces de color pardo y con una semilla por fruto, esta especie florece de abril a mayo y fructifica de junio a julio (Ibarra-Manríquez 1985).

***Ficus yuponensis* Desv.** Familia Moraceae; es un árbol de hasta 35 m, y con grandes contrafuertes en la base del tronco. Este árbol es uno de los elementos más característicos del estrato superior de la selva. Sus hojas son simples, dispuestas en espiral, oblanceoladas,

elípticas. Sus ámbitos de establecimiento no se restringen a la vegetación madura y es posible verlo en acahuales, pastizales inducidos o inclusive como una planta ruderal (Ibarra-Manríquez y Sánchez-Ríos 1997).

***Rollinia jimenezii* Saff.** Familia Annonaceae; árbol de 10 a 25 m de altura y 35 a 50 cm de diámetro, sin contrafuertes o insinuados. Tronco cilíndrico recto, corteza lisa, parda, con lenticelas cilíndricas; copa abierta e irregular. Hojas simples alternas, elípticas y ocasionalmente ovoides. Especie caducifolia durante febrero a marzo; florece de marzo a mayo y fructifica de agosto a septiembre (Ibarra-Manríquez 1985).

## **VI.2 Trabajo de campo**

Se colectaron las semillas o los frutos de, por lo menos, diez individuos diferentes de cada especie. Las semillas se separaron del fruto y se lavaron con agua corriente; después de lavarlas, se sumergieron durante 10 minutos en una solución de cloro al 3% para desinfectarlas. Después del proceso de desinfección se procedió a ponerlas a germinar en vermiculita como sustrato.

## **VI.3 Trabajo experimental**

El trabajo experimental se realizó en un exclusorio de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz.

### **VI.3.1 Cosecha inicial**

Para la cosecha inicial, se seleccionaron y cosecharon al azar 10 plántulas germinadas por cada especie cuando alcanzaron una altura mínima de 10 cm. Fueron separadas y secadas por estructura, raíz, tallo y hojas, a éstas se les midió el área en un medidor de área foliar Delta-T Devices LTD previo al secado. Se secaron durante 48 h en un horno a 80 °C, y se obtuvo el peso seco de raíz, tallo y hojas.

Después de la cosecha inicial, las plántulas restantes se transplantaron a bolsas de 2 Kg con un sustrato 3:1 de suelo-arena dependiendo del tratamiento.

### VI.3.2 Diseño experimental

Para cada especie se consideraron dos factores con dos niveles cada uno, sustrato (s) y micorrización (m). El sustrato fue suelo de selva (s) o de pastizal (p) y la micorrización consistió en inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares (+m) y sin inoculación (-m); dando un total de cuatro tratamientos, suelo de selva con micorrizas (s+m), suelo de selva sin micorrizas (s-m), suelo de pastizal con micorrizas (p+m) y suelo de pastizal sin micorrizas (p-m). Además, para el análisis estadístico se consideró a la especie como otro factor de variación.

El suelo utilizado, según el tratamiento, se obtuvo tanto de selva como de pastizales cercanos a la Estación, para los tratamientos (+m) se utilizó suelo sin esterilizar colectado en distintos sitios de selva (s+m) y de pastizal (p+m) el cual se mezcló con arena estéril en proporción 3:1.

Para obtener los tratamientos (-m), se utilizó suelo de selva (s-m) y suelo de pastizal (p-m) y se esterilizó la mezcla de suelo-arena 3:1 en autoclave sin presión durante una hora, reposando 24 horas y volviendo a ponerla en autoclave una hora más al día siguiente.

Después de 120 días, se cosecharon todas las plántulas, fueron separadas por estructura (hojas, raíces, tallos) y se determinó el área foliar con un medidor de área foliar Delta-T Devices LTD; las estructuras se secaron durante 48 h en un horno a 80 °C, y se obtuvo el peso seco de raíz, tallo y hojas; estos datos fueron considerados como la cosecha final.

### VI.4 Análisis de datos

Con los datos obtenidos se realizó un análisis de crecimiento clásico de Hunt (1982) utilizando las variables,

R, peso seco de la raíz (g)

T, peso seco del tallo (g)

H, peso seco de hojas (g)

PST, peso seco total (g)

$$PST = R + T + H$$

R/V, proporción raíz-vástago

$$R/V = R/T$$

AF, área foliar (cm<sup>2</sup>)

PAF, proporción de área foliar (cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>)

$$PAF = AF/PST$$

AFE, área foliar específica (cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>)

$$AFE = AF/H$$

TRC, tasa relativa de crecimiento (g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>)

$$RGR = (\log PST_2 - \log PST_1) / (T_2 - T_1)$$

TAN, tasa de asimilación neta (g cm<sup>2</sup> día<sup>-1</sup>)

$$TAN = (PST_2 - PST_1 / T_2 - T_1) (\log AF_2 - \log AF_1 / AF_2 - AF_1)$$

Donde: T<sub>1</sub> = día inicial, T<sub>2</sub> = día final

Para comprobar si el efecto de los tratamientos sobre cada una de las variables de respuesta por especie fue significativo, se realizó un análisis de varianza (ANDeVA) y la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey para discernir grupos (Zar 1999); para ello se utilizó el paquete estadístico Statistica (StatSoft 1998). Antes de aplicar el ANDeVA, se verificó que los datos obtenidos cumplieran con la normalidad y homocedasticidad; en el caso de las variables que no presentaran esta normalidad estadística se transformaron. Dicha transformación se obtuvo mediante el cálculo del logaritmo natural, raíz cuadrada o el inverso de los datos (Zar 1999).

### VI.5 Porcentajes de colonización micorrízica

Se determinó el porcentaje de colonización micorrízica de la cosecha final para las siete especies. Para ello se tomaron tres muestras de raíces por tratamiento por especie. Fueron aclaradas y teñidas según el método propuesto por Phillips y Hayman (1970) y modificado por Janos (1984) que consiste en:

1. Aclarar las raíces calentándolas en una solución de KOH al 10% durante 10 minutos. Enjuagar.
2. Blanquear en una solución de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, si se requiere y enjuagar.
3. Acidificar con HCl al 1% durante 10 minutos.
4. Teñir con azul de tripano en lactoglicerol al 0.05%.
5. Montar en PVLG (alcohol polivinílico-ácido láctico-glicerol) (Koske y Tessier 1983).

Posteriormente, se revisaron al microscopio según la técnica de McGonigle *et al.* (1990) para lo cual 20 fragmentos de raíces de 2 cm de largo fueron colocados por preparación y se realizaron tres preparaciones por individuo, en cada fragmento de raíz se observaron tres campos, por lo que se observó la presencia de estructuras fúngicas en 180 campos para determinar el porcentaje promedio de colonización por tratamiento en cada especie.



## VII. RESULTADOS

### VII.1 Análisis de crecimiento para las siete especies

En resumen, los ANdeVAS realizados para cada una de las especies, muestra que el factor sustrato (S) es significativo en algunas de las variables de las cuatro especies pioneras mientras que es significativo en dos de las tres especies persistentes, *Cordia megalantha* y *Rollinia jimenezii* (Tabla 1).

El factor micorriza (M), fue significativo en dos especies pioneras, *Heliocarpus appendiculatus* y *Piper auritum*, y en las tres persistentes *C. megalantha*, *Ficus yoponensis* y *R. jimenezii*. La interacción sustrato-micorrización (SxM) generó diferencias significativas en tres especies pioneras, *H. appendiculatus*, *Myriocarpa longipes* y *P. auritum* y en ninguna persistente (Tabla 1).

El análisis de varianza realizado para las siete especies en conjunto indica que la especie es el factor que más influye en el crecimiento de las plántulas generando efecto significativo en las variables de respuesta H, T, PST, AF, R/V, PAF, AFE y TAN, después de la especie el factor micorrización fue el más significativo en el crecimiento de las especies ya que determinó diferencias en las variables R, T, PST, PAF, AFE y TRC (Tabla 2).

### VII. 2 Análisis de crecimiento de las especies pioneras

***Heliocarpus appendiculatus* Turcz.** Las variables H, R, T, PST, AF AFE y TRC presentaron valores más altos en el tratamiento s+m aunque estos valores no fueron significativos en todas las variables; R/V y TAN fueron altas en s-m, PAF mostró valores altos en los tratamientos con suelo de pastizal. H mostró diferencias significativas en los factores micorrización, tipo de sustrato y también en la interacción sustrato-micorrización (Tabla 3, Figura 2). Para las variables AF y AFE se encontraron diferencias significativas en presencia de micorrización y la interacción sustrato-micorrización también generó diferencias significativas (Tabla 3, Figura 2). La interacción sustrato-micorrización generó diferencias significativas en R/V (Tabla 3, Figura 2). Las variables R, T, PST, PAF, TRC y TAN no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 3). La prueba de

Tabla 1. Resultados del análisis de varianza factorial (ANDeVA) para las variables de crecimiento estudiadas en las ocho especies, donde H= peso seco de hojas, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallos, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta, S= sustrato, M= micorrización, S/M= interacción sustrato-micorriza, nivel de significancia: n.s.=  $p>0.05$ , \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.005$ .

Variable		H	R	T	PST	AF	R/V	PAF	AFE	TRC	TAN	
Especie												
P I O N E R A S	<i>H. appendiculatus</i>	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	
		M *	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M **	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M ***	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>
		S/M *	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M **	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M **	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>
	<i>M. longipes</i>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S **	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>
M <sup>n.s.</sup>		M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	
S/M <sup>n.s.</sup>		S/M <sup>n.s.</sup>	S/M *	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M ***	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M *	S/M *	S/M <sup>n.s.</sup>	
<i>P. auritum</i>	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S ***	S ***	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	
	M ***	M ***	M ***	M ***	M <sup>n.s.</sup>	M **	M **	M ***	M ***	M ***	M ***	
	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M ***	S/M *	S/M *	S/M **	S/M *	S/M *	S/M ***	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M ***	
<i>T. mexicanum</i>	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S ***	S **	S **	S ***	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	
	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M *	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	
	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	
P E R S I S T E N T E S	<i>C. megalantha</i>	S ***	S *	S ***	S ***	S ***	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S *	S <sup>n.s.</sup>	
		M *	M *	M ***	M **	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M *	M *	M **	
		S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	
<i>F. yoponensis</i>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	
	M <sup>n.s.</sup>	M <sup>n.s.</sup>	M *	M *	M <sup>n.s.</sup>	M *	M *	M *	M <sup>n.s.</sup>	M *	M *	
	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	
<i>R. jimenezii</i>	S *	S <sup>n.s.</sup>	S *	S *	S *	S *	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	S <sup>n.s.</sup>	
	M ***	M ***	M ***	M ***	M ***	M ***	M <sup>n.s.</sup>	M ***	M <sup>n.s.</sup>	M ***	M <sup>n.s.</sup>	
	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	S/M <sup>n.s.</sup>	

Tabla 2. Valores de F de acuerdo al análisis de varianza ANDeVA con tres factores; especie (E), sustrato (S) y micorrización (M) para cada una de las variables de respuesta, donde H= peso seco de hojas, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallos, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. Nivel de significancia: n.s.=  $p>0.05$ , \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.001$ ; en subíndice se señalan los grados de libertad.

Variable Factor	H	R	T	PST	AF	R/V	PAF	AFE	TRC	TAN
E	3.006E-5***	0.054440 <sup>n.s.</sup>	2.1E-07***	0.0147813*	1.175E-05***	2.191E-21***	9.764E-09***	6.624E-27***	0***	2.753E-08***
S	0.4485 <sup>n.s.</sup>	0.5547 <sup>n.s.</sup>	0.7290 <sup>n.s.</sup>	0.8295 <sup>n.s.</sup>	0.5510 <sup>n.s.</sup>	0.4773 <sup>n.s.</sup>	0.6862 <sup>n.s.</sup>	0.3075 <sup>n.s.</sup>	0.2223 <sup>n.s.</sup>	0.7047 <sup>n.s.</sup>
M	0.1845 <sup>n.s.</sup>	0.001039**	0.0012284**	0.0015321**	0.9699 <sup>n.s.</sup>	0.2881 <sup>n.s.</sup>	6.388E-10***	2.286E-13***	0.017697*	0.2571 <sup>n.s.</sup>
ExS	0.026082*	0.045238*	0.0725 <sup>n.s.</sup>	0.0558 <sup>n.s.</sup>	0.000371***	0.0117271*	0.0001666***	0.016784*	0.0848 <sup>n.s.</sup>	0.9250 <sup>n.s.</sup>
ExM	7.985E-06***	3.028E-05***	4.823E-07***	1.452E-05***	3.81E-06***	4.432E-05***	1.922E-05***	8.248E-16***	1.096E-22***	0.4428 <sup>n.s.</sup>
SxM	0.1602 <sup>n.s.</sup>	0.023469*	0.0354831*	0.0298057*	0.0854 <sup>n.s.</sup>	0.1602 <sup>n.s.</sup>	0.2407 <sup>n.s.</sup>	0.015083*	0.1692 <sup>n.s.</sup>	0.5519 <sup>n.s.</sup>
ExSxM	0.1495 <sup>n.s.</sup>	0.1376 <sup>n.s.</sup>	0.1214 <sup>n.s.</sup>	0.3675 <sup>n.s.</sup>	0.0129377*	6.602E-05***	1.625E-09***	0.1086 <sup>n.s.</sup>	0.4573 <sup>n.s.</sup>	0.0493487*

Tabla 3. ANdeVA realizado en *Heliocarpus appendiculatus*, donde H=peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p>0.05$ , \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. l.	F	P	Nivel con mayor media
H	S	1.35896945	1	5.14350367	*	s
	M	1.3333416	1	5.04650593	*	m+
	SxM	1.55837917	1	5.89824057	*	
	Error	0.26421085	34			
R <sup>r</sup>	S	1.18379331	1	3.91290069	n. s	s
	M	0.00213155	1	0.00704559	n. s	m+
	SxM	0.27843529	1	0.92033774	n. s	
	Error	0.30253598	34			
T <sup>r</sup>	S	0.73010123	1	3.62816	n. s	s
	M	0.13526444	1	0.67218214	n. s	m+
	SxM	0.60194236	1	2.99128795	n. s	
	Error	0.20123184	34			
PST <sup>r</sup>	S	2.10193658	1	3.83715415	n. s	s
	M	0.23817855	1	0.43480277	n. s	m+
	SxM	1.15672648	1	2.11164212	n. s	
	Error	0.54778528	34			
AF <sup>r</sup>	S	90.6819992	1	3.67227197	n. s	s
	M	215.549713	1	8.72893333	**	m+
	SxM	191.658585	1	7.76143503	**	
	Error	24.6937046	34			
R/V <sup>r</sup>	S	0.03684415	1	0.81908053	n. s	s
	M	0.16402292	1	3.64638591	n. s	m-
	SxM	0.28883293	1	6.421031	*	
	Error	0.04498233	34			
PAF <sup>r</sup>	S	12.7421511	1	3.57397938	n. s	p
	M	13.9015789	1	3.89899755	n. s	m-
	SxM	7.15978527	1	2.00811625	n. s	
	Error	3.56542397	34			
AFE	S	3.999.07471	1	1.0288986	n. s	s
	M	41507.7188	1	10.6792793	***	m+
	SxM	32592.8359	1	8.38562012	**	
	Error	3886.75293	34			
TRC	S	0.00003019	1	0.70685101	n. s	s
	M	0.00002304	1	0.53946227	n. s	m+
	SxM	0.00003258	1	0.76278347	n. s	
	Error	0.00004271	34			
TAN <sup>r</sup>	S	0.00002503	1	0.61621976	n. s	s
	M	0.00004703	1	1.157848	n. s	m-
	SxM	0.00000009	1	0.00231822	n. s	
	Error	0.00004061	34			

<sup>r</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>l</sup>= datos transformados con el inverso.

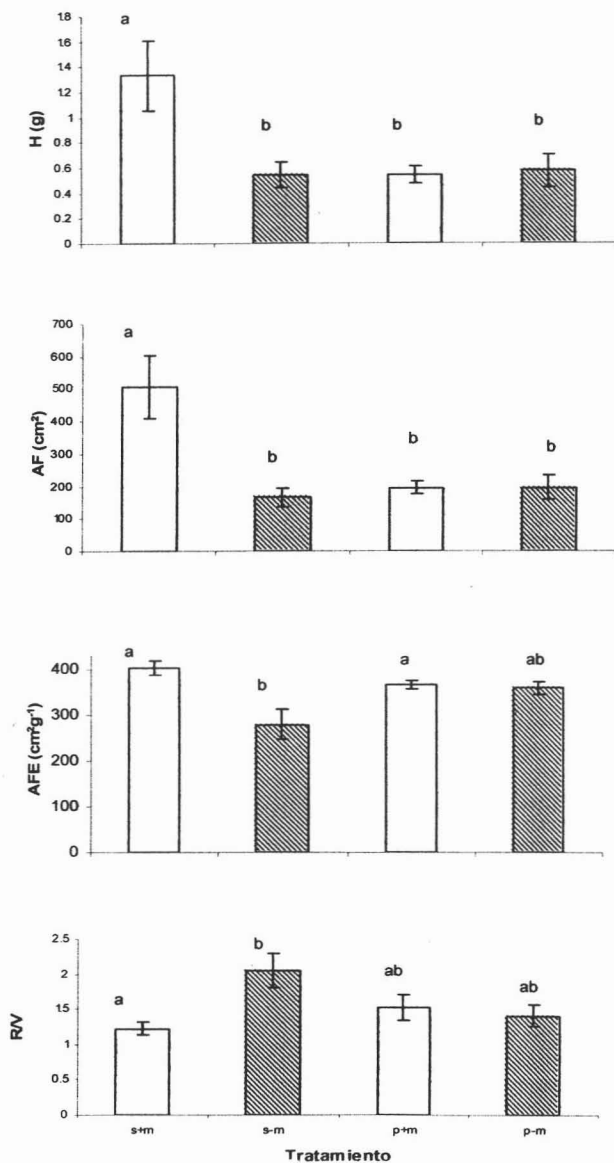


Figura 2. Respuesta de las variables de crecimiento en *H. appendiculatus* para la interacción S/M después de 120 días de estar sometidas a los diferentes tratamientos (s+m, s-m, p+m y p-m). Las letras sobre las columnas representan a los grupos homogéneos en cada variable ( $p < 0.05$ ).

comparación de medias de Tukey tuvo los siguientes resultados: para el caso de H y AF, s+m fue diferente de los otros tratamientos; en el caso de AFE se encontraron diferencias significativas en los tratamientos de suelo micorrizado; en R/V se presentaron diferencias entre los tratamientos de suelo de selva (Apéndice 1).

***Myriocarpa longipes* Liebm.** Las variables H, T, AF y TRC tuvieron valores promedio más altos en el tratamiento s-m (Tabla 4); PAF y AFE presentaron valores promedios altos en el tratamiento s+m mientras que en R, R/V y TAN se tuvieron valores mayores en el tratamiento p-m; PST presentó los valores mayores en los tratamientos de sustrato sin micorrizas (Tabla 4). El factor sustrato generó diferencias significativas en R/V y en PAF (Tabla 4); mientras que la interacción sustrato-micorrización generó diferencias en T, R/V, AFE y TRC (Tabla 4, Figura 3). H, R, PST, AF y TAN no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos. La prueba de Tukey presentó diferencias en R/V entre p-m y los otros tres tratamientos; en T y TRC la diferencia se presentó entre el tratamiento s-m y los otros tres tratamientos (Apéndice 2).

***Piper auritum* Kunth.** Las variables H, R, T, R/V, PST, TRC y TAN presentaron valores promedio más altos en el tratamiento p-m; AFE presentó valores mayores en los tratamientos con presencia de micorrizas; AF y PAF presentaron valores altos para el tratamiento p+m (Tabla 5). El factor sustrato generó diferencias significativas en H, AF, PAF y AFE (Tabla 5); la micorrización generó diferencias significativas en H, R, T, PST, R/V, PAF, AFE, TRC y TAN. A su vez, en la interacción sustrato-micorrización las diferencias significativas se presentaron en R, T, PST, AF, R/V, PAF y TAN (Tabla 5, Figura 4). Los resultados de la comparación de medias fueron los siguientes: para R, T y PAF el tratamiento p+m presentó diferencias con los otros tres tratamientos y, en el caso de R, s+m también presentó diferencias con p-m; PST mostró que los tratamientos con micorrizas fueron diferentes al tratamiento p-m, además se demostró la diferencia entre s-m y p+m; la proporción R/V sólo mostró diferencias entre p-m y p+m; TAN mostró que los

Tabla 4. ANDeVA realizado en *Myriocarpa longipes*, donde H= peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p>0.05$ ,  $*=p<0.05$ ,  $**=p<0.01$ ,  $***=p<0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. l.	F	P	Nivel con mayor media
H <sup>ln</sup>	S	2.55591	1	1.70604407	n. s	s
	M	1.96466	1	1.31138813	n. s	m-
	SxM	5.42220	1	3.64925649	n. s	
	Error	1.49815	28			
R <sup>ln</sup>	S	1.00916	1	0.35644683	n. s	p
	M	5.29272	1	1.86944365	n. s	m-
	SxM	6.55115	1	2.31393361	n. s	
	Error	2.83117	28			
T <sup>ln</sup>	S	0.16719	1	0.06020323	n. s	s
	M	2.57676	1	0.92785441	n. s	m-
	SxM	16.1063	1	5.79967355	*	
	Error	2.77712	28			
PST <sup>ln</sup>	S	0.06061	1	0.02767303	n. s	s
	M	3.11656	1	1.42291092	n. s	m-
	SxM	6.83355	1	3.11995196	n. s	
	Error	2.19027	28			
AF <sup>ln</sup>	S	3.20942	1	3.00795388	n. s	s
	M	1.26501	1	1.18560469	n. s	m-
	SxM	3.12755	1	2.93122649	n. s	
	Error	1.06697	28			
R/V <sup>r</sup>	S	1.16565	1	8.78305912	**	p
	M	0.44092	1	3.32232976	n. s	m-
	SxM	0.44042	1	10.85344791	***	
	Error	0.13271	28			
PAF <sup>r</sup>	S	76.37747	1	7.24723386	*	s
	M	22.98765	1	2.18123102	n. s	m+
	SxM	40.27800	1	3.82186150	n. s	
	Error	10.53884	28			
AFE <sup>ln</sup>	S	0.03715	1	0.61464762	n. s	s
	M	0.07669	1	1.26863920	n. s	m+
	SxM	0.31368	1	5.18889141	*	
	Error	0.06045	28			
TRC <sup>i</sup>	S	104.89262	1	0.04841973	n. s	s
	M	978.28643	1	0.45158910	n. s	m-
	SxM	13622.74121	1	6.28842592	*	
	Error	2166.31982	28			
TAN <sup>ln</sup>	S	1.44092	1	1.67199301	n. s	p
	M	0.95511	1	1.10827660	n. s	m-
	SxM	3.55808	1	4.12867641	n. s	
	Error	0.86179	28			

<sup>r</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>i</sup>= datos transformados con el inverso.

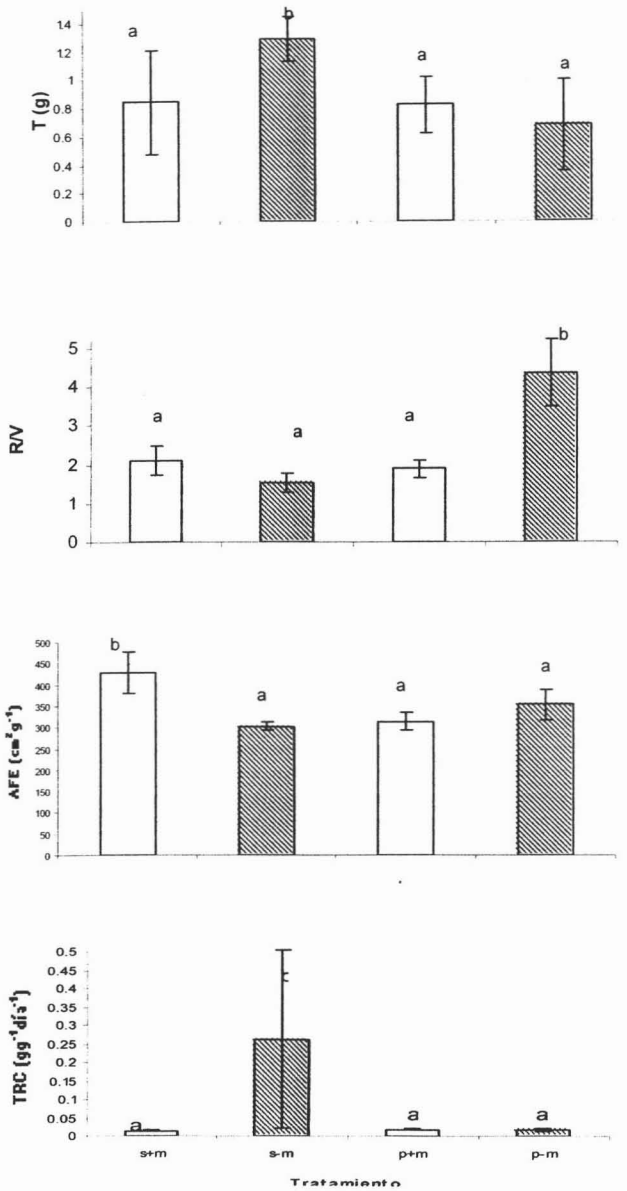


Figura 3. Respuesta de las variables de crecimiento en *M. longipes* para la interacción S/M después de 120 días de estar sometidas a los diferentes tratamientos (s+m, s-m, p+m y p-m). Las letras sobre las columnas representan a los grupos homogéneos en cada variable ( $p < 0.05$ ).



Tabla 5. ANDeVA realizado en *Piper auritum*, donde H= peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p>0.05$ , \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. l.	F	P	Nivel con mayor media
H <sup>r</sup>	S	0.15984	1	4.78624582	*	p
	M	0.54315	1	16.2638912	***	m-
	SxM	0.11889	1	3.56003714	n. s	
	Error	0.03339	13			
R <sup>ln</sup>	S	1.08144	1	1.58684003	n. s	p
	M	38.57753	1	56.6058769	***	m-
	SxM	16.78301	1	24.626173	***	
	Error	0.68151	13			
T <sup>ln</sup>	S	1.77788	1	2.95826793	n. s	p
	M	14.93906	1	24.8575516	***	m-
	SxM	5.39420	1	8.97558403	*	
	Error	0.60098	13			
PST <sup>ln</sup>	S	0.50503	1	1.337762	n. s	p
	M	15.30653	1	40.5445023	***	m-
	SxM	2.30977	1	6.11820602	*	
	Error	0.37752	13			
AF <sup>ln</sup>	S	2.53344	1	6.16927862	*	p
	M	1.40767	1	3.42786217	n. s	m+
	SxM	4.25771	1	10.3681021	**	
	Error	0.41065	13			
R/V <sup>ln</sup>	S	0.08603	1	0.1590936	n. s	p
	M	5.50591	1	10.1808786	**	m-
	SxM	3.14926	1	5.82323647	*	
	Error	0.54080	13			
PAF	S	159733.875	1	23.5500518	***	p
	M	202072.219	1	43.0619545	***	m+
	SxM	302151.844	1	44.5480499	***	
	Error	6782.60498	13			
AFE <sup>ln</sup>	S	0.15731	1	11.5479794	***	s
	M	3.20104	1	234.974869	***	m+
	SxM	0.04158	1	3.05265427	n. s	
	Error	0.13622	13			
TRC <sup>i</sup>	S	5.17x10 <sup>-6</sup>	1	1.5200721	n. s	p
	M	0.00008	1	24.3631134	***	m-
	SxM	2.93x10 <sup>-6</sup>	1	0.86293638	n. s	
	Error	3.40x10 <sup>-6</sup>	13			
TAN <sup>ln</sup>	S	0.00006	1	0.00014786	n. s	p
	M	9.53243	1	21.814312	***	m-
	SxM	7.89620	1	18.0699177	***	
	Error	0.43698	13			

<sup>r</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>i</sup>= datos transformados con el inverso.

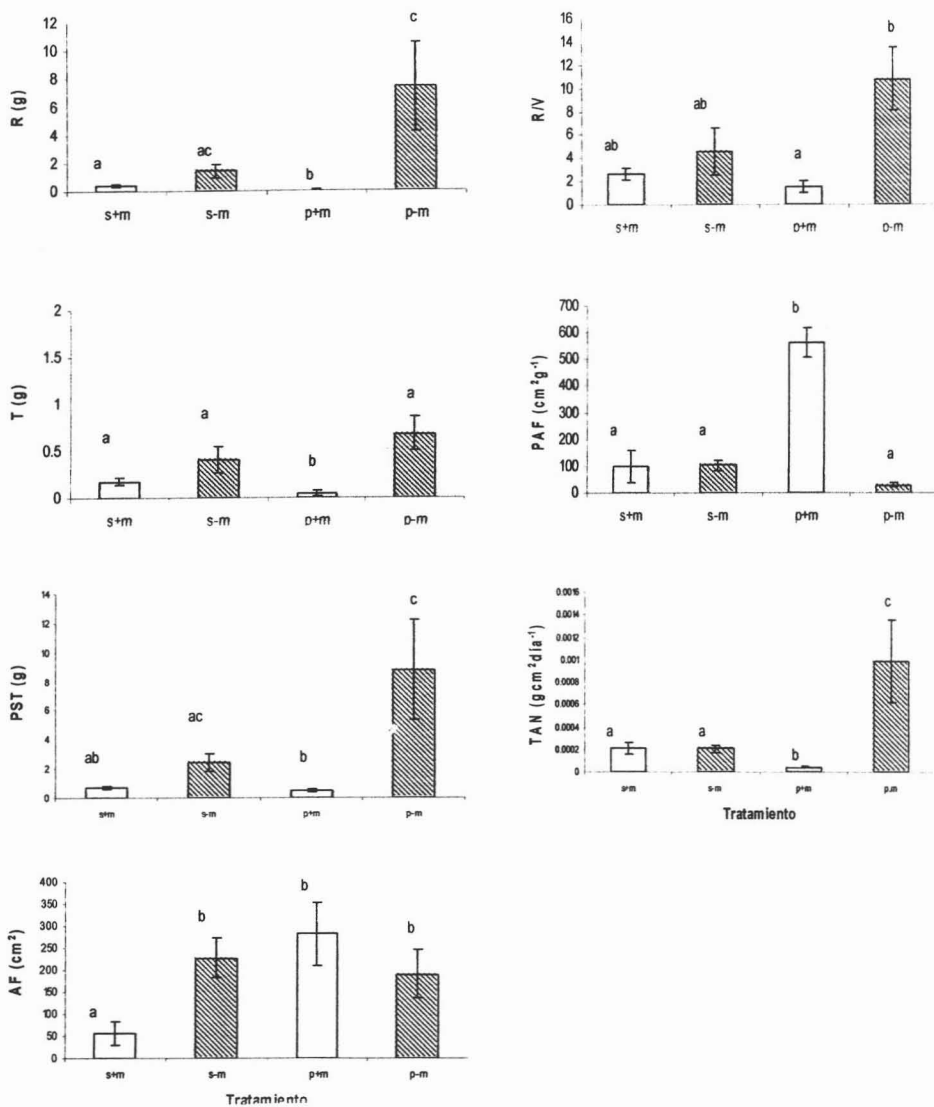


Figura 4. Respuesta de las variables de crecimiento en *P. auritum* para la interacción S/M después de 120 días de estar sometidas a los diferentes tratamientos (s+m, s-m, p+m y p-m). Las letras sobre las columnas representan a los grupos homogéneos en cada variable ( $p < 0.05$ ).

tratamientos p+m y p-m son diferentes entre ellos y además son diferentes a los tratamientos de suelo de selva. Por último, AF mostró que s+m fue diferente a los otros tres tratamientos (Apéndice 3).

***Trichospermun mexicanum* Bail.** Las variables H, T, PST, AF presentaron los valores promedio más altos en el tratamiento p-m (Tabla 6); R, R/V y TAN presentaron promedios mayores en los tratamientos de suelo de selva; AFE obtuvo valor promedio alto en los tratamientos con presencia de micorrizas; TRC presentó valores similares en los cuatro tratamientos y PAF mostró valores más altos en el tratamiento p+m. El sustrato presentó diferencias significativas en H, AF, R/V y PAF; mientras que la micorrización generó diferencias en AFE; las variables R, T, PST, TRC y TAN no mostraron diferencias significativas (Tabla 6). Al no tener diferencia significativa por efecto de la interacción sustrato-micorrización, la prueba de Tukey no fue realizada.

Tabla 6. ANdeVA realizado en *Trichospermum mexicanum*, donde H= peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p > 0.05$ , \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$ , \*\*\*= $p < 0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. l.	F	p	Nivel con mayor media
H	S	1.25975	1	6.94410181	*	p
	M	0.33614	1	1.85290301	n. s	m-
	SxM	0.24482	1	1.34956336	n. s	
	Error	0.18141	15			
R <sup>r</sup>	S	0.01957	1	0.1340259	n. s	s
	M	0.00069	1	0.0047594	n. s	m+
	SxM	0.00616	1	0.04217856	n. s	
	Error	0.14605	15			
T <sup>r</sup>	S	0.20346	1	2.17271662	n. s	p
	M	0.08220	1	0.87782544	n. s	m-
	SxM	0.13291	1	1.41931593	n. s	
	Error	0.09364	15			
PST	S	2.14523	1	0.76861614	n. s	p
	M	1.96198	1	0.70295972	n. s	m-
	SxM	1.76633	1	0.63286024	n. s	
	Error	2.79103	15			
AF <sup>r</sup>	S	276.06918	1	13.8347378	***	p
	M	0.02106	1	0.00105556	n. s	m-
	SxM	47.55473	1	2.38312459	n. s	
	Error	19.95478	15			
R/V <sup>ln</sup>	S	1.18655	1	9.27093601	**	s
	M	0.13912	1	1.08703172	n. s	m-
	SxM	0.29178	1	2.27978539	n. s	
	Error	0.12798	15			
PAF <sup>r</sup>	S	35.00832	1	17.4924374	***	p
	M	5.90896	1	2.95250225	n. s	m+
	SxM	1.57440	1	0.78667647	n. s	
	Error	2.00134	15			
AFE	S	23157.52344	1	3.97475481	n. s	p
	M	45482.13672	1	7.80654955	*	m+
	SxM	11779.22754	1	2.0217855	n. s	
	Error	5826.15136	15			
TRC <sup>ln</sup>	S	0.01481	1	0.60130078	n. s	p
	M	0.01182	1	0.47996107	n. s	m-
	SxM	0.02262	1	0.91798002	n. s	
	Error	0.02464	15			
TAN <sup>r</sup>	S	0.00004	1	3.6542418	n. s	s
	M	0.00002	1	1.80665696	n. s	m-
	SxM	$3.30 \times 10^{-6}$	1	0.26094148	n. s	
	Error	0.00001	15			

<sup>r</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>i</sup>= datos transformados con el inverso.

### VII.3 Análisis de crecimiento de las especies persistentes

***Cordia megalantha* (Blake).** Las variables H, R, T, PST, AF, TRC y TAN presentaron valores promedio más altos en el tratamiento s-m (Tabla 7); en R/V, PAF y AFE se presentaron valores promedio ligeramente más altos en los tratamientos con micorrizas (Tabla 7). El sustrato generó diferencias significativas en H, R, T, PST, AF y TRC; la micorrización presentó diferencias significativas en H, R, T, PST, AFE, TRC y TAN (Tabla 7); R/V y PAF no presentaron diferencias significativas.

***Ficus yoponensis* Desv.** Las variables H, R, T, PST, AF, TRC y TAN, presentaron valores promedio altos en el tratamiento p-m; R/V tuvo los promedios más altos en los tratamientos con inóculo micorrízico y las variables AFE y PAF mostraron valores altos solamente en el tratamiento de s+m. El sustrato mostró diferencias significativas en PAF; además la presencia de HMA mostró diferencias significativas en el caso de T, PST, R/V, PAF, TRC y TAN; las variables H, R, AF y AFE no presentaron diferencias significativas en el crecimiento (Tabla 8).

***Rollinia jimenezii* (Saff, Wash).** Las variables de crecimiento H, R, T, PST, AF, PAF, TRC y TAN presentaron valores promedio más altos en el tratamiento s+m; R/V presentó mayor promedio en el tratamiento p-m y AFE tuvo valores parecidos en los cuatro tratamientos. El ANdeVA mostró diferencias significativas en el sustrato para las variables H, T, PST y AF, la micorrización generó diferencias significativas en H, R, T, PST, AF, PAF y TRC (Tabla 9).

Los resultados en *C. megalantha* y *F. yoponensis* mostraron un mayor crecimiento en los tratamientos sin micorrizas, *R. jimenezii* presentó mayor crecimiento en los tratamientos con micorrizas. El ANdeVA indicó que *F. yoponensis* presentó diferencias de crecimiento en los tratamientos con micorrización. En *C. megalantha* y *R. jimenezii* el efecto significativo se dio por ambos factores. Debido a que ANdeVA no mostró diferencias significativas en la interacción sustrato-micorrizas, a las especies pioneras no se les aplicó la Prueba de Tukey

Tabla 7. ANDeVA realizado en *Cordia megalantha*, donde H=peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p > 0.05$ , \*= $p < 0.05$ , \*\*= $p < 0.01$ , \*\*\*= $p < 0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. l.	F	P	Nivel con mayor media
H <sup>r</sup>	S	0.80773	1	9,41893005	***	s
	M	0.52404	1	6,11079884	*	m-
	SxM	0.01361	1	0,15875542	n. s	
	Error	0.08575	27			
R <sup>ln</sup>	S	2.35446	1	5,40971994	*	s
	M	1.94798	1	4,47577143	*	m-
	SxM	0.00367	1	0,00845112	n. s	
	Error	0.43522	27			
T <sup>ln</sup>	S	2.79877	1	12.9001522	***	s
	M	2.48790	1	11.4672823	***	m-
	SxM	0.07834	1	0.36110926	n. s	
	Error	0.21695	27			
PST <sup>ln</sup>	S	2.86839	1	11.5291948	***	s
	M	2.10049	1	8.4426899	**	m-
	SxM	0.07002	1	0.2813767	n. s	
	Error	0.24879	27			
AF <sup>ln</sup>	S	3.77908	1	10.9507208	***	s
	M	1.33660	1	3.87311769	n. s	m-
	SxM	0.26839	1	0.77772701	n. s	
	Error	0.34509	27			
R/V <sup>ln</sup>	S	0.01925	1	0.12109173	n. s	p
	M	0.03289	1	0.20691653	n. s	m+
	SxM	0.11599	1	0.72967333	n. s	
	Error	0.15897	27			
PAF <sup>ln</sup>	S	0.06267	1	0.59617364	n. s	s
	M	0.08596	1	0.81762838	n. s	m+
	SxM	0.06423	1	0.61099809	n. s	
	Error	0.10513	27			
AFE <sup>ln</sup>	S	0.00765	1	0.39388385	n. s	p
	M	0.10331	1	5.31696177	*	m+
	SxM	0.01286	1	0.66206038	n. s	
	Error	0.01943	27			
TRC <sup>r</sup>	S	0.00143	1	5.67003822	*	s
	M	0.00148	1	5.88505173	*	m-
	SxM	0.00009	1	0.39485914	n. s	
	Error	0.00025	27			
TAN <sup>ln</sup>	S	0.29807	1	1.96104503	n. s	s
	M	1.19031	1	7.83104706	**	m-
	SxM	0.00001	1	0.00009450	n. s	
	Error	0.15200	27			

<sup>r</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>l</sup>= datos transformados con el inverso.

Tabla 8. ANDeVA realizado en *Ficus yoponensis*, donde H= peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p>0.05$ , \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. l.	F	P	Nivel con mayor media
H <sup>ln</sup>	S	0.13424955	1	0.13573588	n. s	p
	M	2.61703467	1	2.64600921	n. s	m-
	SxM	0.52405411	1	0.5298562	n. s	
	Error	0.98904973	11			
R <sup>ln</sup>	S	2.53255773	1	1.64303565	n. s	p
	M	7.03276253	1	4.56261253	n. s	m-
	SxM	0.64628929	1	0.41929007	n. s	
	Error	1.54138947	11			
T <sup>ln</sup>	S	1.31286168	1	1.02918041	n. s	p
	M	11.3165627	1	8.87129593	*	m-
	SxM	0.6348961	1	0.49770868	n. s	
	Error	1.27563798	11			
PST <sup>ln</sup>	S	1.29847348	1	1.01784205	n. s	p
	M	7.08573437	1	5.55433559	*	m-
	SxM	0.68022501	1	0.53321195	n. s	
	Error	1.27571225	11			
AF <sup>ln</sup>	S	343.631042	1	0.00478585	n. s	p
	M	182402.656	1	2.54037428	n. s	m-
	SxM	117210.813	1	1.63242865	n. s	
	Error	71801.4922	11			
R/V <sup>ln</sup>	S	0.19868329	1	2.98394895	n. s	p
	M	0.50825208	1	7.63324547	*	m+
	SxM	0.00005034	1	0.00075608	n. s	
	Error	0.06658401	11			
PAF	S	11705.1973	1	5.22388029	*	s
	M	14908.5684	1	6.65350389	*	m+
	SxM	1958.70679	1	0.87414587	n. s	
	Error	2240.70947	11			
AFE <sup>r</sup>	S	15.6872778	1	2.32311702	n. s	s
	M	9.6202755	1	1.42465937	n. s	m+
	SxM	4.78440571	1	0.70851904	n. s	
	Error	6.75268507	11			
TRC	S	669.600098	1	0.4778623	n. s	p
	M	11886.416	1	8.4827795	*	m-
	SxM	158.385452	1	0.1130323	n. s	
	Error	1401.24072	11			
TAN <sup>r</sup>	S	0.00007199	1	2.91598112	n. s	p
	M	0.00021711	1	8.79249763	*	m-
	SxM	0.00000375	1	0.15212861	n. s	
	Error	0.00002469	11			

<sup>r</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>l</sup>= datos transformados con el inverso.

Tabla 9. ANDeVA realizado en *Rollinia jimenezii*, donde H= peso seco de hoja, R= peso seco de raíz, T= peso seco de tallo, PST= peso seco total, AF= área foliar, R/V= proporción raíz-vástago, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= tasa de asimilación neta. n. s.=  $p>0.05$ , \*= $p<0.05$ , \*\*= $p<0.01$ , \*\*\*= $p<0.001$ .

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g. L.	F	P	Nivel con mayor media
H <sup>ln</sup>	S	1.83731	1	5.3622942	*	s
	M	30.95407	1	90.340744	***	m+
	SxM	0.01391	1	0.0406136	n. s	
	Error	0.34263	10			
R <sup>ln</sup>	S	0.47870	1	4.03498936	n. s	s
	M	7.87622	1	66.3878098	***	m+
	SxM	0.10720	1	0.90363103	n. s	
	Error	0.11863	10			
T <sup>i</sup>	S	9.09726	1	9.36625004	*	s
	M	49.23751	1	50.6933441	***	m+
	SxM	3.68342	1	3.79233432	n. s	
	Error	0.97128	10			
PST <sup>ln</sup>	S	0.83796	1	9.93996525	*	s
	M	10.74592	1	127.468353	***	m+
	SxM	0.06030	1	0.71535671	n. s	
	Error	0.08430	10			
AF <sup>ln</sup>	S	2.31123	1	6.0715003	*	s
	M	32.32885	1	8409264145	***	m+
	SxM	0.04361	1	0.11458287	n. s	
	Error	0.38066	10			
R/V <sup>ln</sup>	S	0.15096	1	2.22607517	n. s	p
	M	0.00581	1	0.08568055	n. s	m-
	SxM	0.06736	1	0.99329978	n. s	
	Error	0.06781	10			
PAF	S	822.58538	1	2.56353831	n. s	s
	M	12732.3682	1	39.6796684	***	m+
	SxM	506.70724	1	1.5791229	n. s	
	Error	320.87890	10			
AFE	S	1672.59802	1	0.50680906	n. s	s
	M	742.80908	1	0.22507641	n. s	m+
	SxM	1424.83582	1	0.43173534	n. s	
	Error	3300.25269	10			
TRC <sup>ln</sup>	S	0.03159	1	0.54597348	n. s	s
	M	2.07525	1	35.858181	***	m+
	SxM	0.00837	1	.014466916	n. s	
	Error	0.05787	10			
TAN <sup>i</sup>	S	52.55214	1	0.00000572	n. s	s
	M	17018160	1	1.85380805	n. s	m+
	SxM	1748940.5	1	0.19051413	n. s	
	Error	9180109	10			

<sup>i</sup>= datos transformados con raíz cuadrada, <sup>ln</sup>= datos transformados con logaritmo natural, <sup>i</sup>= datos transformados con el inverso.



#### VII.4 Colonización micorrízica

Todas las especies estudiadas, *H. appendiculatus*, *M. longipes*, *P. auritum*, *T. mexicanum*, *C. megalantha*, *F. yoponensis* y *R.jimenezii* presentaron colonización micorrízica; para el tratamiento s+m, la especie pionera que presentó un porcentaje total promedio de colonización más alto fue *H. appendiculatus* con el  $67.3 \pm 6.0\%$  y en las especies persistentes fue *C. megalantha* con el  $64.3 \pm 3.0\%$  (Figura 5).

En el tratamiento p+m el porcentaje total promedio más alto de colonización micorrízica se presentó en las pioneras *T. mexicanum* ( $82.8\% \pm 4.1$ ) y *H. appendiculatus* ( $71\% \pm 1.4$ ); y en la persistente *C. megalantha* con un  $65.5\% \pm 1.1$  (Figura 5).

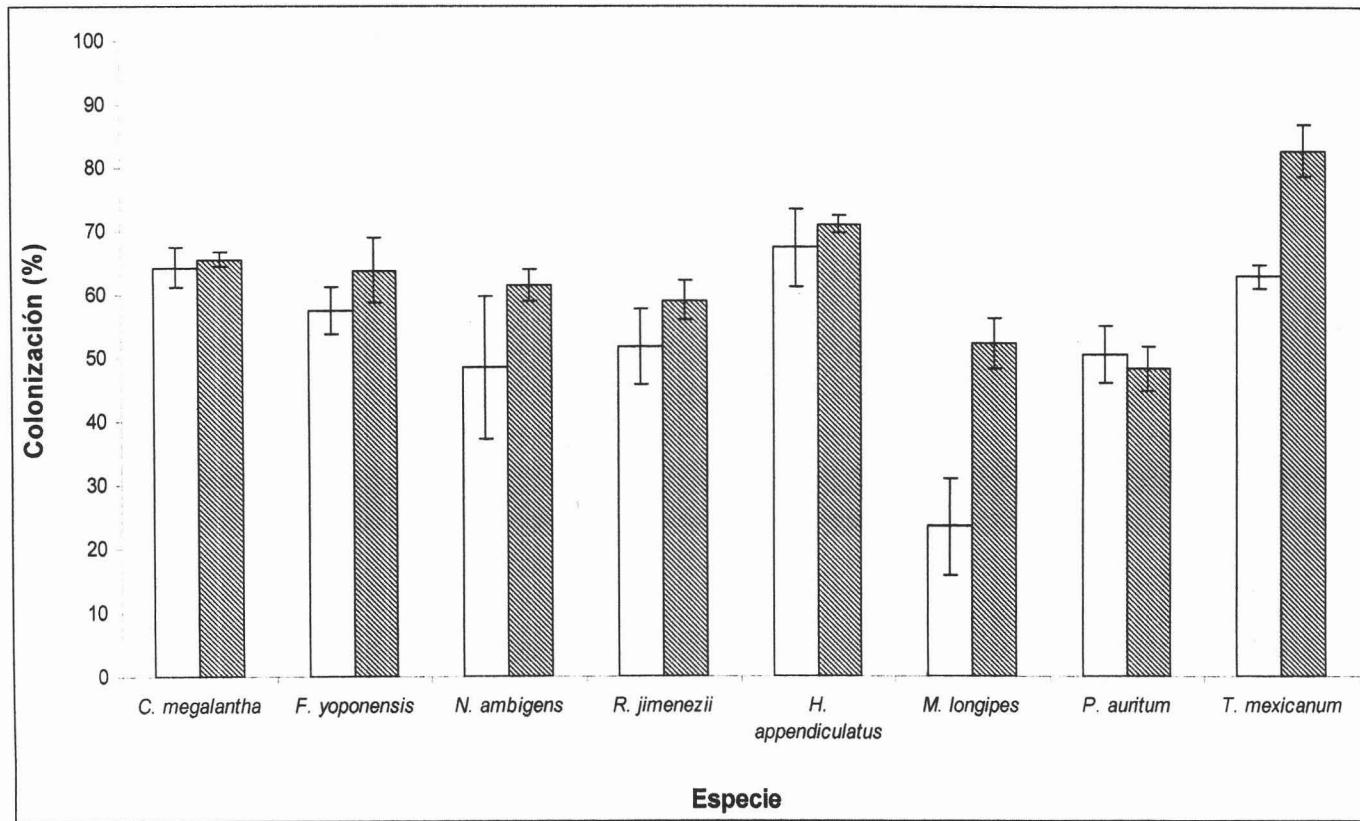


Figura 5. Valores promedio (+E.E) de los porcentajes de colonización micorrizica para cada una de las ocho especies en los tratamiento s+m y p+m Donde: barras blancas, s+m; barras con relleno, p+m.

## VIII. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo señalan que las especies vegetales estudiadas tuvieron un comportamiento que se puede explicar por el grupo funcional al que pertenecen de acuerdo a su velocidad de crecimiento y respuesta a la presencia de HMA; sin embargo, estos resultados no concordaron plenamente con la clasificación esperada en un principio propuesta por Janos (1980) basada en el hecho de que las especies pioneras no requieren de la presencia de inóculo micorrízico dado que crecen y colonizan sitios perturbados donde hay nutrientes disponibles además de que cuentan con mecanismos eficientes de toma de elementos del suelo debido a su sistema radical extenso y su asignación de recursos a la parte aérea y que por otro lado, las especies persistentes por su baja capacidad de colonización de claros, debido a su tasa de crecimiento tan lenta dada por una baja tasa de asimilación de nutrientes, son especies que en general son micótrofas obligadas para eficientizar la toma de nutrientes.

Esta posible dependencia micorrízica de las especies persistentes también nos indica que es probable que estas especies se desarrollen mejor en sustrato proveniente de sitios no perturbados donde, a diferencia de los pastizales, existe una mayor diversidad de HMA debido a que las poblaciones de hongos micorrizógenos pueden disminuir o desaparecer cuando las perturbaciones son muy severas, como la tala con fines ganaderos (Jasper *et al.* 1987, Sieverding 1991, Guadarrama 1993).

Los resultados obtenidos mostraron que el factor suelo generó algunas diferencias, que probablemente radican en cambios en las características físicas y químicas, ya que al transformarse la selva a pastizal se modifica la humedad, temperatura y pH, factores que afectan el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plántulas. Por otra parte, el factor micorrización propició las tres posibles respuestas, favoreció, perjudicó o no hubo respuesta alguna en las variables de crecimiento, dependiendo de la variable de que se tratara.

La interacción de los dos factores no fue significativa en muchos casos; en el caso de las pioneras fue significativa en *H. appendiculatus* para el peso (H) y área de las hojas (AF), en

*M. longipes* el efecto se dió en variables como el peso de tallo (T) y el área foliar específica (AFE) pero debemos destacar que la interacción presentó diferencias en la tasa relativa de crecimiento (TRC); en *P. auritum* la interacción mostró diferencias en siete de las variables, entre estas el peso seco total (PST), el área foliar (AF) y la tasa de asimilación neta (TAN); *T. mexicanum* y las tres especies persistentes, *C. megalantha*, *F. yoponensis* y *R. jimenezii*, no presentaron diferencias significativas en la interacción sustrato-micorrización.

En este estudio, las especies *H. appendiculatus* (pionera) y *R. jimenezii* (persistente) presentaron un incremento en los valores de las variables de crecimiento en presencia de HMA. En *H. appendiculatus*, observamos que fue en presencia de HMA donde variables como peso seco de hojas (H), área foliar (AF) y área foliar específica (AFE) aumentaron sus valores, lo cual significa que tenían hojas más grandes, y presentaron diferencias significativas en la interacción sustrato-micorrización, con los tratamientos que no presentaban inóculo, este aumento en el tamaño de las hojas no se reflejó en el aprovechamiento de recursos por parte de las plántulas ya que los datos obtenidos en TRC y TAN, variables que reflejan la rapidez de asimilación de recursos y el incremento en peso respectivamente, no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos; en esta especie los resultados indican que la micorrización podría ser el factor que más influyó en el aumento de las variables H, AF y AFE, este aparente requerimiento de asociarse con HMA por parte de *H. appendiculatus* concuerda con los resultados reportados anteriormente por Guadarrama (1998), Sánchez-Gallén y Guadarrama (2003) y, en especial, Guadarrama *et al.* (2004) que comprueba su dependencia.

En el caso de *R. jimenezii*, el beneficio obtenido en presencia de HMA fue más claro, los valores más altos de las variables H, R, T y PST nos indican que las plántulas que crecieron en los tratamientos +m presentaron mayor aumento de la biomasa que las plántulas de los tratamientos sin inóculo; la mayor asignación a la parte aérea demostrada por los valores más bajos de R/V son consistentes con los reportados por Cuenca *et al.* (1998) para individuos de *Brachiara decumbens* que mostraron mayor asignación de recursos a tallo que a raíz en presencia de HMA. Ello indica que *R. jimenezii* invierte más en los tejidos fotosintéticos lo cual quedó confirmado con los resultados de variables como AF y PAF,

esta mayor área fotosintética hizo más eficiente la utilización de recursos aumentando el crecimiento que se reflejó en una TRC más alta; *R. jimenezii* fue la especie persistente que se comportó de acuerdo a su historia de vida; lo anterior corrobora que es una especie que al asociarse con los HMA puede tolerar las condiciones bajo las que crece, como es la alta competencia por nutrientes, a las que está sometida en la selva madura, incrementando tanto su supervivencia como su crecimiento (Singh 1966, Went y Evans 1968, Barea y Jefries 1995, Smith y Read 1997). Por su parte, el tipo de sustrato no presentó efecto significativo sobre su crecimiento, ello puede estar relacionado con el hecho de que los hongos que sobrevivieron después del disturbio, que transformó la selva en pastizales, son eficientes para mejorar el crecimiento de *R. jimenezii*.

Las especies pioneras *M. longipes*, *P. auritum* y *T. mexicanum* y, las persistentes *F. yoponensis* y *C. megalantha* presentaron mayor crecimiento cuando no había HMA en el sustrato; el crecimiento de estas especies sin la asociación con los HMA nos puede indicar que la cantidad de nutrientes presentes en el sustrato era suficiente y que la asociación micorrízica no fue necesaria para estas especies o que representa un gasto energético importante bajo las condiciones en que se encontraban las plántulas, evidencias de este efecto negativo de los HMA sobre el crecimiento de las plantas son poco reportados (Jones y Smith 2004), algunos de los autores que mencionan tal disminución del crecimiento asociada a los HMA son Clapperton y Reid (1992), van der Heijden *et al.* (1998) y Klironomos(2003).

En *P. auritum* la biomasa fue mayor en p-m, esto lo reflejan los resultados obtenidos en las variables H, R, T y PST, los valores más altos de R/V sugieren que tuvo alta asignación de recursos hacia la raíz, posiblemente porque, como ocurre en la mayoría de las pioneras, su sistema de raíces es muy extenso y ello incrementó la absorción de nutrimentos sin la asociación micorrízica. Además, relacionado con lo anterior, esta especie presentó valores de AF y AFE relativamente bajos en el tratamiento p-m, esto quiere decir, que la inversión energética para la formación de nuevos tejidos está orientada en buena parte al mantenimiento de su sistema radical, esto concuerda con lo esperado para las especies pioneras. Al relacionar los resultados de AFE y AF con los valores de TAN y TRC, que son

altos, podemos decir que sin HMA se presentó una mayor y más rápida asimilación de recursos para la planta y que por lo tanto, su sistema fotosintético es altamente efectivo. Los valores menores para TRC y TAN de las plántulas de *P. auritum*, en presencia de HMA, sugieren que esta asociación representa un costo que se refleja en el crecimiento de la especie.

La especie persistente *Ficus yoponensis* y la pionera *T. mexicanum* presentaron mayor biomasa en p-m, mientras que *C. megalantha* y *M. longipes* tuvieron más biomasa en s-m, valores altos en H, R, T y PST confirman esto. Los valores relativamente bajos de R/V en *C. megalantha*, *F. yoponensis* y *T. mexicanum* indican que la asignación de recursos estuvo orientada hacia el aumento de la parte fotosintética de las plántulas, además, consistentemente, los valores de AF, AFE y PAF fueron relativamente altos en estas especies indicando que contaban con una gran área fotosintética dada por hojas muy grandes como en el caso de *C. megalantha* o con un gran número de hojas como fue el caso de las plántulas de *F. yoponensis* y *T. mexicanum*. Los valores comparativamente más altos de TRC y TAN indican que el aparato fotosintético de las plantas sin micorrizas es más efectivo que el de las plantas micorrizadas, al menos en estas tres especies. El hecho de que *T. mexicanum* creciera más en sustrato de sitios perturbados y sin asociación con HMA coincide con lo esperado para las especies pioneras (Janos 1980, Munyanziza *et al.* 1997).

En *M. longipes* la asignación de recursos estuvo orientada hacia las raíces, los valores relativamente altos de R/V lo indican, esto coincide con lo reportado por Gnekow y Marschener (1989) y Vega-Frutis (2003) que encontraron que plantas que se desarrollan sin micorrizas presentan mayor longitud de las raíces, esto con el fin de ampliar el área de absorción de nutrientes. En el tratamiento s-m se presentó la mayor AF pero los valores de AFE y PAF fueron los más bajos de los cuatro tratamientos, esto nos indica que las hojas de esta especie fueron grandes y delgadas, esto no afectó la velocidad de crecimiento de las plántulas ya que mostraron en ese tratamiento la mayor TRC, consistentemente, la TAN fue relativamente alta en s-m.

En lo que respecta al porcentaje de colonización por HMA, todas las especies presentaron porcentajes altos de colonización en los tratamientos +m, los cuales se pueden explicar con el hecho de que los HMA no son específicos para una especie de planta y son capaces de colonizar a muchos hospederos potenciales (Smith y Read 1997, Hoeksema 1999) independientemente de su historia de vida, lo cual no necesariamente significa un mayor crecimiento o supervivencia.

### **VIII.1 Consideraciones Finales**

Al comparar a las siete especies estudiadas, se observa que la respuesta positiva en las diferentes variables de crecimiento por los HMA no depende de la historia de vida del hospedero como ha sido considerado en un principio por autores como Janos (1980), ya que una especie pionera como *H. appendiculatus*, presenta alta dependencia micorrízica (Guadarrama *et al.* 2004) y ello se refleja en un mayor crecimiento.

Los resultados de *H. appendiculatus* coinciden con los obtenidos por Guadarrama (1998), Siqueira *et al.* (1998) y Sánchez-Gallén y Guadarrama (2003) quienes encontraron que las especies pioneras bajo condiciones ambientales específicas tienen una respuesta favorable a la micorrización. Estos resultados son de gran importancia porque especies pioneras como esta, al mostrar respuesta positiva a la colonización por hongos micorrízicos, abren caminos nuevos de investigación. La relevancia radica en el hecho de que se demuestra en este trabajo la presencia, al menos en el estadio de plántula, de mutualistas por parte de especies vegetales que hasta hace poco se creía no los tenían; esto, a la larga, podría verse traducido en nuevas estrategias de mantenimiento de cultivos en condiciones adversas y, además, en la aplicación de hongos micorrizógenos a especies pioneras en programas de restauración de comunidades vegetales, propiciando el proceso de regeneración ya que las micorrizas favorecerían el establecimiento de ellas como primeras colonizadoras.

En el caso de las especies persistentes, los resultados sugieren que no todas las especies con estas características son micorrízicas obligadas, por ejemplo *R. jimenezii* requiere en mayor grado de la presencia de HMA para tener un mejor aprovechamiento de los recursos, asimismo, es posible que especies como *C. megalantha* y *F. yoponensis* sólo bajo ciertas

condiciones requieran de la asociación. Resultados como los obtenidos en *R. jimenezii* pudieron haber formado la idea generalizada de que especies clasificadas con características de persistentes dependen de asociaciones micorrízicas o de otras asociaciones mutualistas para sobrevivir.

Los valores de TRC en las siete especies indican qué tan favorables son las condiciones en las que se desarrollaron las plántulas (Grime y Hunt 1975, Chapin 1980), es decir, que en los tratamientos donde se obtuvo un valor de TRC más elevado se tenían las condiciones más favorables para la planta; así, tasas relativas de crecimiento mayores en el tratamiento s+m para *H. appendiculatus* y *R. jimenezii*; s-m para *M. longipes* y *C. megalantha*; p-m para *P. auritum*, *T. mexicanum* y *F. yoponensis* indican que en esas combinaciones de factores se presenta el mayor aprovechamiento de recursos de cada una de las especies. Además, debemos recordar que los beneficios de la asociación con HMA no siempre se reflejan en un aumento en el crecimiento, tales beneficios también pueden verse en términos de supervivencia, protección contra patógenos y sobre la competencia en diversos ambientes (Guadarrama *et al.* 2004), éste puede ser el caso de *C. megalantha*, *H. appendiculatus*, *T. mexicanum* y *P. auritum*.

Los resultados obtenidos en este estudio son relevantes como base para programas de manejo de especies y en proyectos de restauración, ya que es muy importante promover la germinación y crecimiento, en ausencia de HMA, de semillas y plántulas de especies cuya respuesta a los HMA no es muy buena como en el caso de la pionera *Piper auritum* y las persistentes *C. megalantha* y *F. yoponensis* con el objetivo de incrementar el crecimiento y la supervivencia, en invernadero, y así evitar que estos hongos lleguen a actuar como parásitos o generar un gasto energético extra.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



## IX. CONCLUSIONES

- *R. jimenezii* requiere de la presencia de HMA para su desarrollo.
- A pesar de que *H. appendiculatus* es una especie pionera, necesita de asociaciones con HMA para optimizar su desarrollo y supervivencia.
- Especies persistentes como *C. megalantha* y *F. yoponensis* y la pionera *M. longipes* crecen de forma similar en los dos tipos de sustrato, selva y pastizal.
- Las respuestas que se presentan en las comunidades vegetales hacia las condiciones ambientales, son reflejo de una gran variedad de historias de vida, haciendo muy difícil la clasificación de las especies en pioneras y persistentes, basados únicamente en sus relaciones mutualistas o en algunos atributos poblacionales.
- Esta misma variedad de respuestas impide generalizar acerca de la micotrofia obligada en el caso de las especies persistentes (micorrízicas obligadas) o de la independencia de las especies pioneras (especies no micorrízicas).
- El efecto positivo de la micorrización sobre el crecimiento demostrado en algunas especies, podría utilizarse para diseñar nuevas estrategias y programas para la restauración de comunidades y ecosistemas.

## X. LITERATURA CITADA

- Allen M.F. 1991. **The ecology of mycorrhizae**. Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.
- Allen M.F.; Clouse S.D.; Weinbaum B.S.; Jeakins S.; Friese C.F. y E.B. Allen. 1992. Mycorrhizae and the integration of scales: from molecules to ecosystems. En: Allen M.F. (ed.) **Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process**. Chapman y Hall, Nueva York, p. 488-516.
- Allen E.B., Allen M.F., Helm D.J., Trappe J.M., Molina R. y E. Rincón. 1995. **Patterns and regulation of mycorrhizal plant an fangal diversity**. Plant and Soil 170:47-62.
- Allen E.B., Rincón E., Allen M.F., Pérez-Jimenez A. y P.Huante. 1998. **Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico**. Biotropica 30:261-274.
- Allen E.B., Violi H.A., Allen M.F. y A. Gómez-Pompa. 2003. Restoration of tropical seasonal forest in Quintana Roo. En: Gómez-Pompa A., Allen M.F., Fedick S.L. y J. Jiménez-Osornio (eds.). **The lowland Maya area:three milenio at the human-wildland interface**. Haworth Press, Binghamton, Nueva York, USA, p. 587-598.
- Azcón-Aguilar C. y J.M. Barea. 1992. Interaction between mycorrhizal fungi and other rhizosphere organisms. En: Allen M.F. (ed.) **Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process**. Chapman y Hall, Nueva York, p. 163-198.
- Barea J.M. 1991. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae as modifiers of soil fertility**. Adv. Soil. Sci. 15:1-40.
- Barea J.M.; Azcón R. y C. Azcón-Aguilar. 1993. **Mycorrhiza and crops**. Adv. Plant Pathol. 9:167-189.
- Barea J.M. y P. Jeffries. 1995. **Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil-plant systems**. En: A. Varma y B. Hock (eds). Mycorrhiza. Structure, function, molecular biology and biotechnology. Springer-Verlag, Alemania, p 521-560.
- Baylis G.T.S. 1975. **The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it**. En: F.E. Sanders, B. Mosse y P.B. Tinker (eds.). Endomycorrhizas. Academic Press, Nueva York, p 373-389.

- Bazzaz FA. Y S.T.A. Pickett. 1980. **Physiological ecology of tropical sucession: A comparative review**. Annual review of ecology and systematics 11:287-310.
- Begon M.; Harper J.L. y C.R. Townsend. 1988. **Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades**. Editorial Omega S.A. Barcelona. 886 p.
- Bethlenfalvay G.J., Thomas R.S., Dakessian S., Brown MS y RN Ames. 1988. Mycorrhizae in stressed environments: effects on plant growth, endophyte development, soil stability and soil water. En: Whitehead E.E., Hutchinson C.F., Timmermann B.N. y R.G. Varaday (Eds.). **Arid lands today and tomorrow**. Westview Press. Boulder, Colorado, pp. 1015-1029.
- Bethlenfalvay G.J. 1992. Mycorrhizae and crop productivity. En: Bethlenfalvay G.J. y R.G. Linderman (eds.). **Mycorrhizae in sustainable agriculture**. ASA Spec Publ. Madison, WI, pp. 1-28.
- Bever J.D. 2002. **Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth**. Plant and soil 244: 281-290.
- Bongers F. y J. Popma. 1988. **Trees and gaps in a mexican tropical rain forest**. CIP-GEDEVENS, 185 p.
- Brokaw N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. En: S.T.A. Pickett y P.S. White (eds.) **Natural disturbance: the patch dynamic perspective**. Academic Press, New York, pp. 53-69.
- Campos A. 2004. El suelo. En: Guevara S., Laborde J. y G. Sánchez-Ríos (eds). **Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra**. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México, p. 181-192.
- Chapin F.S. III. 1980. **The mineral nutrition of wild plants**. Annual review of ecology and systematics 11:233-260.
- Clapperton M.J. y D.M. Reid. 1992. **A relationship between plant growth and increasing VA mycorrhizal inoculum density**. New Phytologist 120: 227-234.
- Coombe D.F. 1960. **An analysis of the growth of *Trema guineensis***. J. Ecol. 48: 219-231.
- Coombe D.F. y W Hadfield. 1962. **An analysis of the growth of *Musanga cecropioides***. J. Ecol. 50: 221-234.

- Cuenca G. y M. Lovera. 1992. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela.** Canadian Journal of Botany 70:73-79.
- Denslow J. 1987. **Tropical rainforest gaps and tree species diversity.** Annual review of ecology and systematics 18: 431-451.
- Dirzo R., Ibarra-Manríquez G. y C. Sánchez-Garduño. 1997. *Nectandra ambigens* (laurel chilpatillo). En: González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas.** UNAM, México D. F., p 124-128.
- Fetcher N., Obeerbauer S.F. y B.R. Strain. 1985. **Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica.** J. Biometeorol. 29: 145-155.
- Fischer R.C., Janos D., Perry D., Linderman R. y P. So. 1994. **Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary sucesion.** Biotropica 26 : 369-377.
- Flores-Delgadillo L., Sommer Cervantes I., Martínez J. y F. J. Álvarez Sánchez. **Estudio morfológico de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.** Rev. Mex. Ciencias Geológicas 16 (1999): 81-88
- García E. 1981. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen.** Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- García-Cruz Z. 2003. **Análisis de la germinación de semillas de especies de una selva tropical húmeda en condiciones de invernadero.** Facultad de Ciencias, UNAM. Tesis de Licenciatura.
- Gómez-Pompa A.y C. Vázquez-Yanes. 1985. **Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México.** En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Edrs.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editorial Alambra Mexicana, México, DF., v 2, pp. 1-25.
- González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). 1997 **Historia Natural de Los Tuxtlas.** UNAM, México D. F.
- Grime J.P. y R. Hunt. 1975. **Relative growth-rate: its range an adaptative significance in a local flora.** Journal of Ecology 63: 393-422.
- Guadarrama P. 1998. **Influencia de la colonización micorrízica en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas de una selva húmeda tropical bajo condiciones de competencia.** Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF. Tesis de Maestría.

- Guadarrama P., Álvarez-Sánchez J. y O. Briones. 2004. **Seedling growth of two pioneer tropical tree species in Competition: The role of arbuscular mycorrhizae.** *Euphytica* 138: 113-121.
- Hardie K. y L. Leyton. 1981. **The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover.** *New Phytologist*. 89: 599-608.
- Harley J. L. y S.E. Smith. 1984. **Mycorrhizal symbiosis.** Academic Press. Londres, Inglaterra, 484 p.
- Harley J. L. 1994. Introduction: The state of the art. En: Norris J. R., *et al.* (eds). **Techniques for mycorrhizal research. Methods in microbiology.** Academic Press, Londres, p. 1-23.
- Hayman D.S. 1987. VA Mycorrhizae in field crops systems. En: Safir, G. R. (editor). **Ecophysiology of VA mycorrhizal plants.** CRC Press Inc, E. U., p. 171-192.
- Hoeksema J.D. 1999. **Investigating the disparity in host specificity between AM and EM fungi: lessons from theory and better studied system.** *Oikos* 84: 327-332.
- Högberg P. 1982. **Mycorrhizal associations in some woodland and forest trees and shrubs in Tanzania.** *New Phytologist* 92:407-415.
- Hunt R. 1982. **Plant growth analysis.** E. Arnold. Londres, Inglaterra, 248 p.
- Ibarra Manríquez G. 1985. **Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México.** Facultad de Ciencias, UNAM., México, DF. Tesis de Licenciatura.
- Ibarra-Manríquez G. y G. Sánchez Ríos. 1997. *Ficus yoponensis* (amate). En: González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas.** UNAM, México D. F., p 116-119.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. y J. Núñez-Farfan. 1997. La Vegetación. En: González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas.** UNAM, México D. F., pp. 61-85.
- Janos D.P. 1980. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rainforest plant growth.** *Ecology* 61: 151-162.
- Janos D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. En: Sutton, S. *et al.* (eds). **Tropical rain forest: ecology and management.** Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, p. 327-345.

- Janos D. P. 1984. Methods for vesicular-arbuscular mycorrhiza research in the lowland wet tropics. En: E. Medina, H. A. Mooney, C. Vázquez-Yanes (eds.) **Physiological Ecology of plants of the wet tropics. Task for Vegetation Science 12**, Dr. W. Junk Publ. La Haya, pp. 173-187.
- Janos D. P. 1987. VA mycorrhizas in humid tropical ecosystems. En: Safir, G. R. (editor). **Ecophysiology of VA mycorrhizal plants**. CRC Press Inc, E. U., 202 p.
- Janos D.P.1988. Mycorrhiza applications in tropical forestry: are temperate-zone approaches appropriate?. En: Ng F.S.P. (ed.). **Trees and mycorrhiza**. Forest Research Institute, Malasia, p 133-188.
- Janos D. P. 1994. Heterogeneity and scale in tropical vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. En: D. J. Read *et al.* (eds). **Mycorrhizas in ecosystems**. CAB international , p 276-282.
- Jasper D.A., Robson A.D. y L.K. Abbot. 1987. **The effect of surface mining on the infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi**. J. Bot. 35:641-652.
- Jasper D.A., Abbot L.K. y A.D. Robson. 1991. **The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types**. New Phytologist 118: 471-476.
- Jeffries P. 1987. **Use of mycorrhizae in agriculture**. CRC Crit. Rev. Biotechnol. 5: 319-358.
- Johnson N.C., Pflieger F.L., Crookston R.K., Simmons S.R. y P.J. Copeland. 1991. **Vesicular arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history**. New Phytologist 117: 657-663.
- Johnson N.C. y F.L. Pflieger. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and cultural stress. En: Bethlenfalvay G.J. y R.G. Linderman (eds.). **Mycorrhizae in sustainable agriculture**. ASA Spec Publ. Madison, WI, p. 71-99.
- Jones M.D. y S.E. Smith. 2004. **Exploring functional definitions of mycorrhizas: Are mycorrhizas always mutualisms?** Canadian Journal of Botany 82: 1089-1109.
- Klironomos J.N. 2003. **Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi**. Ecology 84: 2292-2301.
- Koide R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. New Phytologist 117: 365-386.

- Koske R.E. y B. Tessier. 1983. **A convenient, permanente slide mounting medium.** Neletter Mycol. Soc. Amer. 34 (2): 59.
- Linderman R.G. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizal and soil microbial interactions. En: Bethlenfalvay G.J. y R.G. Linderman (eds.). **Mycorrhizae in sustainable agriculture.** ASA Spec Publ. Madison, WI, p. 45-70.
- Lot-Helgueras A. 1976. La estación de Biología tropical de Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: A. Gómez-Pompa *et al.* (eds). **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.** Compañía Editorial Continental, México, D. F., pp 31-69.
- Marschener H. y B. Dell. 1994. **Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis.** Plant Soil 159: 89-102.
- Marschener H. 1998. **Role of root growth, arbuscular mycorrhiza and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition.** Field Crops Research 56: 203-207.
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Edrs.) **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.** Editorial Alambra Mexicana, México, D.F., v 2, pp. 191-239.
- Marques M. S., Pagano M. y M.R.M.M.L. Scotti. 2001. **Dual inoculation of a woody legume (*Centropium tomentosum*) with rhizobia and mycorrhizal fungi in southeastern Brazil.** Agroforestry Systems 52: 107-117.
- McGonigle T.P., Miller M.H., Evans D.G., Fairchil G.L. y J.A. Swan. 1990. **A new method which gives an objective measure of colonizations roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal.** New Phytologist 115:495-501.
- McNaughton S.J. y M. Oesterheld. 1990. **Extramatrix mycorrhizal abundance and grass nutrition in a tropical grazing ecosystem, the Serengeti National Park, Tanzania.** En: Oikos 59: 92-96.
- Meave J. y G. Ibarra-Manríquez. 1997. ***Myriocarpa longipes*** (chiflaculo, palo de fideo, fideo) En: González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas.** UNAM, México D. F., p 122-124
- Mendoza R. 2001. **Phosphorus nutrition and mycorrhizal growth response of broadleaf and narrowleaf birdsfoot trefoils.** Journal of Plant Nutrition 24: 203-214.

- Miranda F. y E. Hernández X. 1963. **Los tipos de vegetación de México y su descripción.** Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-178.
- Mosse B.; Li C.; Powell D.S. y D.S. Hayman. 1976. **Plant response to vesicular-arbuscular mycorrhiza. Interactions between VA mycorrhiza, rock phosphate and symbiotic nitrogen fixation.** New Phytologist 76: 331-342.
- Munyanziza E., Kehri, H. K. y B. J. Bagyaraj. 1997. **Agricultural intensification, soilbiodiversity and agro-ecosystem function in the tropics: the role of mycorrhiza in crops and trees.** Applied Soil Ecology 6: 77-85.
- Newberry D.M.; Alexander I.J.; Thomas D.W. y J.S. Gartlan. 1988. **Ectomycorrhizal rainforest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon.** New Phytologist 109: 433-450.
- Núñez-Farfán J. y R. Dirzo. 1997. *Heliocarpus appendiculatus* (jonote). En: González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas.** UNAM, México D. F., p 119-122
- Phillips J. M. y Hayman, D. S. 1970. **Improved procedures for clearing and staining parasitic an vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection.** Trans. Br. Mycol. Soc. 55: 158-161.
- Reeves F.B. 1985. Survival of VA mycorrhizal fungi interactions of secondary succession, mycorrhizal dependency in plants and resource competition. En: R. Molina (ed.) **6<sup>th</sup>. North American Conference on Mycorrhizae.** Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon, p 110-113.
- Safir G.R., Boyer JS. Y JW. Gerdemann. 1972. **Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean.** Plant Physiology 49: 700-703.
- Sánchez-Gallén I. 1999. **Influencia de la luz, de la micorrización y de los nutrientes en el crecimiento de plántulas de tres especies arbóreas de historias de vida contrastantes en la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz.** Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF. Tesis de Maestría
- Sánchez-Gallén I. y P. Guadarrama. 2003. El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de las plantas. En: Alvarez-Sánchez J. y E. Naranjo-García (eds.). **Ecología del suelo en la Selva tropical Húmeda de México.**



- Instituto de Ecología, AC., Instituto de Biología y facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 286-302.
- Schenck N.C. y Y. Pérez. 1990. **Manual for the identification of VA-mycorrhizal fungi**. Sinergistic Publications. Florida. 287 pp.
- Shübler AD., Schwarzott O. y C. Walker. 2001. **A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution**. Mycological research 105: 1413-1421.
- Sieverding E. 1991. **Vesicular-Arbuscular mycorrhiza management in tropical ecosystems**. Editorial Deutsche Gellschaftfür. Alemania. 297 p.
- Singer R. e I. Araujo. 1979. **Litter decomposition and ectomycorrhizal Basidiomycetes in an igapo forest**. Plant Systematics and Evolution 153: 107-117.
- Singh G. 1966. **Ectotrophic mycorrhizae in equatorial rain forest**. Malayan Forester 29: 13-16.
- Siqueira J. O., Carneiro, M. A. C., Curi, N., Rosado, S. C. S. y A. C. Davide. 1998. **Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil**. Forest Ecology Management 107: 241-2522.
- Siqueiera J.O. y O.J. Saggin-Junior. 2001. **Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species**. Mycorrhiza 11:245-255.
- Smith S.E. y D. J. Read. 1997. **Mycorrhizal simbiosis**. Academic press, Gran Bretaña. 605 p.
- Smith M.R., Charvat I. y R.L. Jacobson. 1998. **Arbuscular mycorrhizae promote establishment of prairie species in a tallgrass prairie restoration**. Canadian Journal of Botany 76:1947-1954.
- Sommer-Cervantes I., Flores-Delgadillo L. y M. Gutiérrez-Ruiz. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Alvarez-Sánchez J. y E. Naranjo-García (eds.). **Ecología del suelo en la Selva tropical Húmeda de México**. Instituto de Ecología, AC., Instituto de Biología y facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 17-67.
- Stat Soft. 1998. **Statistica for Windows**. Statistica II, StatSoft, Inc. Tulsa.

- Stribley D. P. 1987. Mineral Nutrition. **En:** Safir, G. R. (editor). **Ecophysiology of VA mycorrhizal plants**. CRC Press Inc, E. U. 202 p.
- Subramanian K.S. y C. Charest. 1999. **Adquisition of N by external hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well-watered conditions**. *Mycorrhiza* 9: 69-75.
- Sylvia D.M. y S.E. Williams. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stresses. **En:** Bethlenfalvay G.J. y R.G. Linderman (eds.). **Mycorrhizae in sustainable agriculture**. ASA Spec Publ. Madison, WI, p. 101-124.
- Tinoco-Ojanguren C. 1997. *Piper auritum* (acuyo). **En:** González Soriano E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds). **Historia Natural de Los Tuxtlas**. UNAM, México D. F., p 137-138
- Trappe J.M. 1987. Phylogenetic and ecology aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. **En:** G.R. Safir (ed.). **Ecophysiology of VA mycorrhizal plants**. CRC Press, Florida, USA, p. 5-25.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel T., Boller T., Iemken A. y I.R. Sanders. 1998. **Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity**. *Nature* 396:69-72.
- Vazquez-Yanes C. 1980. **Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa**. *Tropical ecology* vol. 21
- Vega-Frutis M.R. 2003. **Crecimiento de plántulas de *Verbesina virgata* Cav. (*Asteraceae*) bajo condiciones diferenciales de micorrización**. Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF. Tesis de Licenciatura.
- Werner D. 1992. **Symbiosis of plants and microbes**. Chapman & Hall, Londres, 390 p.
- Whitmore T.C. 1984. **Tropical rain forest of the far east**. Ed. Claredon, Oxford.
- Zar J. 1999. **Biostatistical Analysis**. Editorial Prentice-Hall, Nueva Jersey, 718 p.

## APENDICE 1

Resultados de la prueba de comparación de medias de Tukey para la interacción suelo-micorrizas obtenidos en *H. appendiculatus*, en números más oscuros se muestran las diferencias entre los tratamientos considerados para cada variable de crecimiento.

Resultados de la comparación de Tukey de la variable H en *H. appendiculatus*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.00890</b>	<b>0.00854</b>	<b>0.01929</b>
s-m	<b>0.00890</b>		0.99999	0.99956
p+m	<b>0.00854</b>	0.99999		0.99934
p-m	<b>0.01929</b>	0.99956	0.99934	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable AF en *H. appendiculatus*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.00116</b>	<b>0.00845</b>	<b>0.01036</b>
s-m	<b>0.00116</b>		0.87325	0.93217
p+m	<b>0.00845</b>	0.87325		0.99949
p-m	<b>0.01036</b>	0.93217	0.99949	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable R/V en *H. appendiculatus*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.01370</b>	0.63894	0.90016
s-m	<b>0.01370</b>		0.18980	0.10393
p+m	0.63894	0.18980		0.97313
p-m	0.90016	0.10393	0.97313	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable AFE en *H. appendiculatus*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.00056</b>	0.52551	0.42083
s-m	<b>0.00056</b>		<b>0.01840</b>	0.05170
p+m	0.52551	<b>0.01840</b>		0.99409
p-m	0.42083	0.05170	0.99409	

## APENDICE 2

Resultados de la prueba de comparación de medias de Tukey para la interacción suelo-micorrizas obtenidos en *M. longipes*, en números más oscuros se muestran las diferencias entre los tratamientos considerados para cada variable de crecimiento.

Resultados de la comparación de Tukey de la variable T en *M. longipes*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.06001</b>	0.42350	0.96043
s-m	<b>0.06001</b>		<b>0.81275</b>	<b>0.27054</b>
p+m	0.42350	<b>0.81275</b>		0.78540
p-m	0.96043	<b>0.27054</b>	0.78540	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable R/V en *M. longipes*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		0.65907	0.99528	<b>0.01414</b>
s-m	0.65907		0.83733	<b>0.00096</b>
p+m	0.99528	0.83733		<b>0.01277</b>
p-m	<b>0.01414</b>	<b>0.00096</b>	<b>0.01277</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable AFE en *M. longipes*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.05677</b>	0.15026	0.56596
s-m	<b>0.05677</b>		0.99440	0.72566
p+m	0.15026	0.99440		<b>0.87733</b>
p-m	0.56596	0.72566	<b>0.87733</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable TRC en *M. longipes*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.08245</b>	0.37484	0.98957
s-m	0.08245		<b>0.91365</b>	<b>0.24872</b>
p+m	0.37484	<b>0.91365</b>		0.63789
p-m	0.98957	<b>0.24872</b>	0.63789	

### APENDICE 3

Resultados de la prueba de comparación de medias de Tukey para la interacción suelo-micorrizas obtenidos en *P. auritum*, en números más oscuros se muestran las diferencias entre los tratamientos considerados para cada variable de crecimiento.

Resultados de la comparación de Tukey de la variable R en *P. auritum*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		0.29092	<b>0.00440</b>	<b>0.00418</b>
s-m	0.29092		<b>0.00030</b>	0.07708
p+m	<b>0.00440</b>	<b>0.00030</b>		<b>0.00020</b>
p-m	<b>0.00418</b>	0.07708	<b>0.00020</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable T en *P. auritum*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		0.49530	<b>0.02843</b>	0.16098
s-m	0.49530		<b>0.00166</b>	0.79125
p+m	<b>0.02843</b>	<b>0.00166</b>		<b>0.00069</b>
p-m	0.16098	0.79125	<b>0.00069</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable PST en *P. auritum*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		0.06044	0.80125	<b>0.00104</b>
s-m	0.06044		<b>0.01077</b>	0.08449
p+m	0.80125	<b>0.01077</b>		<b>0.00037</b>
p-m	<b>0.00104</b>	0.08449	<b>0.00037</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable AF en *P. auritum*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		<b>0.01294</b>	<b>0.00830</b>	<b>0.04559</b>
s-m	<b>0.01294</b>		0.96662	0.94904
p+m	<b>0.00830</b>	0.96662		0.78276
p-m	<b>0.04559</b>	0.94904	0.78276	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable R/V en *P. auritum*

	s+m	s-m	p+m	p-m
s+m		0.94079	0.52779	0.11155
s-m	0.94079		0.22771	0.22274
p+m	0.52779	0.22771		<b>0.00939</b>
p-m	0.11155	0.22274	<b>0.00939</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable PAF en *P. auritum*

	<b>s+m</b>	<b>s-m</b>	<b>p+m</b>	<b>p-m</b>
<b>s+m</b>		0.99981	<b>0.00020</b>	0.65046
<b>s-m</b>	0.99981		<b>0.00020</b>	0.56529
<b>p+m</b>	<b>0.00020</b>	<b>0.00020</b>		<b>0.00020</b>
<b>p-m</b>	0.65046	0.56529	<b>0.00020</b>	

Resultados de la comparación de Tukey de la variable TAN en *P. auritum*

	<b>s+m</b>	<b>s-m</b>	<b>p+m</b>	<b>p-m</b>
<b>s+m</b>		0.98976	<b>0.04982</b>	<b>0.03054</b>
<b>s-m</b>	0.98976		<b>0.02159</b>	<b>0.03871</b>
<b>p+m</b>	<b>0.04982</b>	<b>0.02159</b>		<b>0.00035</b>
<b>p-m</b>	<b>0.03054</b>	<b>0.03871</b>	<b>0.00035</b>	